Entwicklungsgeschichte

von

Dreissensia polymorpha Pall.

I. Bis zur Ausbildung der jungen Trochophoralarve.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der venia docendi

einer

hohen philosophischen Fakultät zu Marburg

eingereicht von

Dr. phil. Johannes Meisenheimer,
Assistenten am zoologischen Institut

in

Marburg.

MARBURG.
Oscar Ehrhardt's Buchdruckerei (Heinr. Bauer)
1899.

Entwicklungsgeschichte

von

Dreissensia polymorpha Pall.

I. Bis zur Ausbildung der jungen Trochophoralarve.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der venia docendi

einer

hohen philosophischen Fakultät zu Marburg

eingereicht von

Dr. phil. Johannes Meisenheimer,
Assistenten am zoologischen Institut

in

Marburg.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

MARBURG.
Oscar Ehrhardt's Buchdruckerei (Heinr. Bauer)
1899.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554035_0075

Unter unseren Süsswassermuscheln nimmt Dreissensia polymorpha eine bemerkenswerte Sonderstellung ein, insofern sie in Bau und Entwicklung noch aufs deutlichste ihren Charakter als ursprünglicher Meeresbewohner gewahrt hat. Schon unmittelbar vor der Eiszeit in ganz Norddeutschland weit verbreitet, wurde sie mit Eintritt derselben nach dem Südosten Europas zurückgedrängt, bis sie endlich in historischer Zeit wieder die Rückwanderung antrat, deren aktive Bethätigung durch die sich immer mehr vervollkommnenden Verkehrsmittel und -Wege des Menschen bedeutend erleichtert und unterstützt wurde. Gerade unser Jahrhundert mit seinem ins enorme gesteigerten Wechselverkehr hat in wenigen Jahrzehnten das erreicht, was Jahrhunderte vorher nicht vermochten. Einige Zahlen, die ich der Zusammenstellung E. v. Martens entnehme, mögen dies beweisen.

Dreissensia trat im Ural zuerst 1768 auf, 1824 im Donaugebiet, 1825 im deutschen Ostseegebiet, 1826 im Rhein-, 1828 im Elbegebiet, etwas früher (1824) in England und endlich anfang der sechziger Jahre im Loire- und Seinegebiet, sodass sie jetzt über den grössten Teil von Europa nördlich der Alpen und Pyrenäen verbreitet sein dürfte.

Im reinen Seewasser vermag sie kaum noch zu leben, höchstens noch in Brackwasser, sodass sie also ihrer Lebensweise nach völlig als Süsswassermuschel zu betrachten ist. Wie sie aber ihrem anatomischen Bau nach stets zur Familie der marinen Mytiliden gestellt wurde, so zeigt sie auch in ihrer Entwicklung noch völlig den Typus der marinen Formen. Korschelt wurde zuerst eben durch ihren anatomischen Bau auf die Vermutung gebracht, dass Dreissensia noch eine frei schwärmende Larve besitzen müsse, und es gelang ihm bald, diese Vermutung durch direkte Beobachtung zur Gewissheit zu erheben, eine Beobachtung, die kurz nachher eine Bestätigung durch Blochmann erhielt.

Während Cyclas und Pisidium die ursprüngliche Larvenform äusserst stark rückgebildet haben, die Unioniden dieselbe sogar gänzlich unterdrückt und durch eine Neubildung, die

Glochidiumlarve, ersetzt haben, besitzt Dreissensia noch eine typische Trochophoralarve, die durch ihren Aufenthalt im süssen Wasser noch nichts von ihren Charakteren eingebüsst, sondern bis in die weitgehendsten Einzelheiten hinein den ursprünglichen Typus rein bewahrt hat.

Bevor ich an mein eigentliches Thema herantrete, erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich zunächst Herrn Prof. Korschelt für die gütige Überlassung dieses zwar schwierigen, aber auch so sehr dankbaren Objektes meinen herzlichsten Dank ausspreche, wenn ich ferner der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg für ihre Unterstützung, die mir den mehrmonatlichen Aufenthalt auf der biologischen Station zu Ploen wesentlich erleichterte, ehrerbietigst danke, und wenn ich endlich hervorhebe, wie sehr ich Herrn Dr. O. Zacharias, dem Leiter der biologischen Station zu Ploen, für die liebenswürdige Unterstützung mit allen Hilfsmitteln der Station bei der z. T. schwierigen Verschaffung des Materials verpflichtet bin.

Gewinnung und Behandlung des Materials.

Wie ich bereits in einem vorläufigen, kurzen Berichte hervorgehoben habe, wurde das Material zu der vorliegenden Untersuchung in den Ploener Seeen in Holstein gesammelt. Der Fang der Larven geschah mittelst des Planctonnetzes. Die fast stets reichlich in dem Plancton enthaltenen Larven wurden von den übrigen Bestandteilen derselben getrennt und conserviert. Eine nähere Schilderung der Laichzeit, die anfang Juni einsetzt und bis zum Herbste dauert, glaube ich unter Hinweis auf einen in den diesjährigen Ploener Forschungsberichten erschienenen Artikel hier übergehen zu dürfen. Nur über die Art der Conservierung will ich das notwendigste anführen.

Für die Furchungsstadien genügten Sublimat und Pikrinschwefelsäure völlig, zum Studium der Organbildung reichten mir diese Conservierungsflüssigkeiten nicht aus, wesshalb ich noch ein Osmiumgemisch anwandte, die Hermann'sche Lösung, die sich mir bereits bei der Entwicklung von Limax maximus so vorzüglich bewährt hatte und die mir auch jetzt wieder in Verbindung mit Heidenhain'scher Haemotoxylinfärbung die weitaus besten Bilder lieferte.

Eine andere Schwierigkeit war ungleich schwerer zu überwinden als die Fixierung. Sowie nämlich die junge Larve Schale und Schalenmuskel entwickelt hat, ist sie äusserst contractil, bei der geringsten Bewegung zieht sie sich auf einen fast unentwirrbaren Klumpen innerhalb der Schale zurück und

ist so dem Studium nur schwer zugänglich. Durch vorsichtigen Zusatz von Cocaïn gelang es mir schliesslich, die Larven zu lähmen und in diesem Zustande ausgestreckt zu conservieren. Freilich ist es recht schwierig, dabei genau die Zeit abzupassen, wo die Lähmung gerade vollendet ist und eine Auflösung der histologischen Elemente noch nicht einzutreten beginnt. So kommt es, dass eine ganz untadelhafte Conservierung nur verhältnismässig selten erreicht wird, aber bei der kolossalen Menge des Materials genügten diese wenigen Fälle, um mir eine nach Tausenden zählende Menge von Larven aller Altersstadien zu gewähren, deren Conservierung selbst hohen Ansprüchen genügen dürfte.

I. Furchung.

Die Eier von Dreissensia polymorpha werden wie die der meisten marinen Lamellibranchier frei ins Wasser abgelegt, indem sie in kleinen Bällchen, als weissliche Schleimklümpchen erscheinend, von der Muschel ausgestossen werden, sodass ich die diesbezüglichen Angaben Korschelt's völlig bestätigen kann. Die Eier besitzen keine Hüllen, höchstens sind sie von einem weisslichen Schleim umhüllt, der sie aber nur so schwach zusammen hält, dass eine geringe sprudelnde Bewegung sie aus einander stieben lässt. Selbst eine Dottermembran vermag ich an dem abgelegten Ei nicht mehr wahrzunehmen. Wofern es überhaupt eine solche besessen hat, so wurde sie wahrscheinlich sofort beim Ausstossen aus dem Ovarium abgeworfen, wenigstens lassen ähnliche Angaben von anderen Formen mich derartiges vermuten. Yoldia besitzt nach Drew an ihren frisch gelegten Eiern wie Dreissensia keine Spur irgend einer Hülle, Lamellaria weist nach Giard zwar als Ovarialei eine Dottermembran auf, nach der Ablage jedoch fehlt dieselbe, in ähnlicher Weise beschreibt Barrois eine Dottermembran (coque) von Mytilus edulis, die sofort beim Abstossen des Eies ins Wasser verloren geht. Hatschek beobachtete noch am ungefurchteten Ei eine Membran, konnte dieselbe aber bereits auf dem zweizelligen Stadium nicht mehr nachweisen, wie er meint, infolge einer Resorption desselben von seiten des Eiplasmas. Endlich beschreibt auch Lovén eine Dottermembran für die Eier von Modiolaria und Cardium exiguum. Letzteres besitzt sogar ausserdem noch eine deutliche, weit abstehende Hülle.

Die Süsswassermuscheln besitzen durchgehends eine deutliche Dottermembran, so Cyclas nach Ziegler und Stauffacher und Pisidium nach Ray Laukester. Während sie bei ersterer Muschel schon frühzeitig verloren geht, hält sie sich bei letzterer bis zur Gastrulation. Eine besondere Modifikation der Eihülle weisst Unio auf. Dieselbe trägt eine wohl entwickelte Mikropyle, die übrigens auch Cyclas aufweist, und umgiebt das sonst völlig nackte Ei in weitem Abstande, eine eiweissartige Flüssigkeit, in welcher das Ei schwimmt, umschliessend. Wenn diese Hülle, wie Lillie annimmt, mit der Dottermembran identisch ist, so bleibt jedenfalls das Auftreten der eiweissartigen Flüssigkeit sehr auffallend, da deren Vorhandensein bei den Mollusken in der Regel an sekundäre Hüllen gebunden ist.

Befruchtung und Richtungskörperbildung finden im freien Wasser statt. Abgeschnürt werden normaler Weise zwei Richtungskörper, hierauf verschmelzen männlicher und weiblicher Vorkern, um sich zur ersten Furchungsspindel auszubilden. Das unsegmentierte Ei hat im conservierten Zustande in der Regel einen Durchmesser von 50 bis 60 μ, und diese Grösse behält der Keim bis zur Ausbildung der Larve bei, ja oftmals sinkt dieselbe später, wohl infolge des Dotterverbrauches, noch unter 50 μ. Im allgemeinen sind also die Grössenverhältnisse etwas schwankend, und dieses Sehwanken wird noch verstärkt durch die Wirkung der verschiedenen Reagentien, je nachdem dieselben Schrumpfungen oder Quellungen zum Gefolge haben. Auf diese Weise können die Unterschiede recht bedeutende werden.

Doch kehren wir zurück zu dem unsegmentierten Ei, das in sich die Spindel zur ersten Teilung trägt. Dieselbe führt zu einem Zerfalle des Eies in zwei ungleich grosse Hälften, einer kleineren Zelle (A B) und einer grösseren (C D) (Fig. 1.)[1]) Über die Richtung dieser ersten Spindel kann das zweizellige Stadium an sich keine Auskunft geben, wenden wir uns desshalb sofort dem vierzelligen zu. Beim Übergang zu demselben sehen wir in Fig. 1 je eine schief gerichtete Spindel in jeder Zelle liegen, beide auf nahezu gleicher Ausbildungsstufe. Vom Standpunkte eines in die Mittelachse des Eies gestellten Beobachters aus sind die Spindeln von links unten nach rechts oben gerichtet, wir bezeichnen nach Lillie eine derartige Richtung als dexiotrop. Die Richtung der ersten Furchungsspindel lag in rechtem Winkel zu der zweiten, sie war demnach von rechts unten nach links oben gerichtet, oder, kurz gesagt, leiotrop. Ich habe dies in der Stellung der Fig. 1 ausgedrückt.

Das Resultat dieser beiden Teilungen ist also ein vierzelliges Stadium, bestehend aus drei etwa gleich grossen, kleineren Zellen (A, B, C) und einer einzigen grösseren (D) Fig. 2. Zuweilen nähern sich alle Zellen in ihrer Grösse sehr stark, sodass ein fast regelmässiges, vierzelliges Stadium zu Stande kommt, wie es ähnlich Lillie für Unio vom achtzelligen Stadium erwähnt. Es ist schwer zu sagen, inwieweit ein derartiges Verhalten als pathologisch zu deuten ist, und ob es überhaupt fähig ist, eine normale Larve zu liefern.

Auffallend ist die gleichzeitige Teilung der Makromere und Mikromere des zweizelligen Stadiums, da sich in der Regel bei den Lamellibrauchiern in der Teilung beider Zellen grössere

---

[1]) Ich folge in der Nomenclatur der Furchung möglichst der von Wilson und Lillie angegebenen, da dieselbe für den unregelmässigen Verlauf der Furchung von Dreissensia ungleich übersichtlicher ist als das System Kofoid's, und dann die mancherlei Vergleichspunkte mit Unioniden und Anneliden sich dadurch einfacher darstellen lassen.

oder geringere Zeitdifferenzen finden. Dies äussert sich auch hier. In vielen Fällen eilt die grössere Zelle der kleineren etwas voraus, derart, dass wenn erstere sich im Stadium der Tochterplatten befindet, letztere gerade die Aequatorialplatte ausgebildet hat. Selbst in Fig. 1 ist eine geringe Differenz in dem Auseinanderweichen der Tochterplatten beider Zellen wohl zu erkennen, C D ist deutlich etwas voran. Auch bei Unio teilt sich die grössere Zelle schneller als die kleinere, umgekehrt ist es bei Teredo, Cyclas, Nereis und anderen.

Nochmals müssen wir die beiden Teilungen genauer ins Auge fassen. Die Richtung der ersten Spindel von Dreissensia war leiotrop, der zweiten dexiotrop, bei allen übrigen bisher untersuchten Formen, die nicht dem umgekehrten spiraligen Typus angehören, wie beispielsweise Physa, ist umgekehrt die erste Teilung dexiotrop, die zweite leiotrop. Und dabei gehört Dreissensia durchaus nicht etwa dem umgekehrten spiraligen Typus an, wie die späteren Teilungen zeigen werden.

Zwar wird bei Beginn der nächsten Teilung dieser Eindruck zunächst noch hervorgerufen, insofern die Spindel derselben, zunächst dem Gesetze der abwechselnden Lagerung folgend, sich etwas nach links hin wendet, aber noch ehe die völlige Teilung sich vollzogen hat, erfährt sie eine Drehung nach der rechten Seite hin, und wenn die Teilung vollzogen ist, liegt die neu entstandene Zelle ganz auf der rechten Seite. Es ist dies ein höchst eigentümliches Verhalten, insofern zwei auf einander folgende Spindeln direkt über einander liegen; von nun an nimmt die Furchung regelmässig denselben Verlauf, als sei die zweite Teilung leiotrop verlaufen, d. h. die dritte ist dexiotrop, die vierte leiotrop, u. s. f. Die eben geschilderten Vorgänge sind von Bedeutung für die Art der Benennung, denn es liegt nun naturgemäss C als Teilungsproduct von C D auf der linken Seite, A als Teilungsprodukt von A B auf der rechten, während bei den anderen Formen, wie Unio, Nereis etc., das umgekehrte der Fall ist. Für die spätere Darstellung ist dies stets im Auge zu behalten.

Doch wir griffen der Entwicklung hiermit etwas vor. Die Ausbildung der eben besprochenen Spindel ist nämlich von höchst eigentümlichen Erscheinungen, die sich am Eiplasma abspielen, begleitet. Genau am animalen Pole beginnt nämlich ein Plasmahöcker sich vorzuwölben, der zunächst in kleinen Tropfen vorquellend, allmälig beträchtlich anschwillt. Ursprünglich steht er ohne jeden Zusammenhang mit der Kernspindel; dieselbe bildet sich in der vegetativen Hälfte von D aus, rückt aber bald animalwärts und tritt schliesslich mit ihrer einen Hälfte oder sogar noch weiter in den Plasmahöcker ein. (Fig. 3.) Es erfolgt sodann die Teilung des Kernes, und damit verbunden eine Rückwanderung oder Verschiebung der Teilprodukte ins Innere. Der Plasmahöcker verstreicht gleich-

zeitig mit diesen Erscheinungen. Wenn sodann die eigentliche Zellteilung stattgefunden hat, liegt die neu entstandene Zelle rechts von der Mutterzelle am animalen Pole. Die Vorwölbung hat sich völlig ausgeglichen und nichts ist mehr von diesem sonderbaren Vorgange zu bemerken.

Unwillkürlich erinnert derselbe an die Erscheinung, die genauer zuerst von Bobretzky an Nassa beschrieben wurde und dann an Ilianassa durch Crampton eine Bestätigung erlangte. Und doch ist ein Vergleich beider kaum durchzuführen. Dort — ich diskutiere hier nur das vierzellige Stadium, da auf dem zweizelligen Stadium bei Dreissensia nichts derartiges zu bemerken ist — ist die Teilung der grösseren Zelle nur eine scheinbare, indem sich einfach die grössere Masse des Dotters als „Dottersack" von der kleineren des eigentlichen Protoplasmas abschnürt, um bald wieder mit ihm zu verschmelzen, hier ist die Teilung eine wirkliche, und während demnach hier nach diesem Vorgang direkt das fünfzellige Stadium fertig ausgebildet auftritt, bleibt dort das vierzellige Stadium noch bestehen. Äusserlich sehen sich beide Vorgänge ausserordentlich ähnlich, man vergleiche beispielsweise die Fig. 7 auf Taf. VIII in Brobretzky's Abhandlung mit meiner Fig. 3.

Ähnliche Vorgänge, wie bei Nassa, scheinen aber trotzdem bei Muscheln ebenfalls vorzukommen, wenigstens lässt die Schilderung der Furchung von Modiolaria durch Lovén auf ein ähnliches Verhalten schliessen. Weiter verbreitet sind diese Vorgänge endlich noch bei den Anneliden, so bei Myzostoma nach Kostanecki; bei Chaetopterus nach Mead, stets unter denselben Erscheinungen (vorzugsweise auf dem zweizelligen Stadium) auftretend und wieder verschwindend.

Eine Erklärung dürfte augenblicklich noch recht schwierig sein, nicht weniger schwer als diejenige des Verhaltens von Dreissensia. Nur ein reichhaltigeres Beobachtungsmaterial als das bisher in der Litteratur vorliegende vermag hier wohl Aufschluss zu gewähren.

Doch kehren wir zur eigentlichen Furchung zurück. Die Teilung der grösseren Zelle D lieferte als ihr erstes Teilprodukt die Zelle d_1, und unmittelbar ihrer Teilung schliessen sich die übrigen kleineren an, ohne dieselben komplizierten Verschiebungen durchzumachen. Die Richtung der Spindeln ist von vornherein dexiotrop, verläuft also völlig normal. Stets teilen sich alle drei Zellen gleichzeitig, nicht in unregelmässiger Folge, wie es Lillie von Unio angiebt. Die neuen Teilprodukte nennen wir a_1, b_1, c_1, ihre Lage ergibt sich aus der Lage der Mutterzellen. Dass der Quadrant D vorauseilt, ist eine bemerkenswerte Thatsache, die sich auf späteren Stadien wiederfindet. Gleich ausgeprägt tritt diese Erscheinung bei Unioniden und Anneliden auf.

Das Ergebnis dieses Teilungscyclus ist also ein achtzelliges Stadium von regelmässigem Bau, vier grössere Zellen bilden die untere Seite und zwischen diesen gelagert vier kleinere die obere Hälfte. (Fig. 4.) Kreuzfurchen, oder wie sie Conklin nennt, Polfurchen sind nur undeutlich entwickelt, selbst auf dem vierzelligen Stadium traf ich sie nie so stark ausgebildet, wie sie Lillie von Unio darstellt, wenn sie auch immerhin vorhanden sind. Bei der Orientierung leisten sie nur sehr geringe Dienste.

Betreffs der Orientirung dieses Stadiums will ich hier vorausgreifend bemerken, dass die grosse Zelle die Hinterseite darstellt, B die Vorderseite, C und A linke und rechte Seite. Wir werden des öfteren hierauf zurückzukommen haben, nur auf einen Punkt will ich jetzt noch die Aufmerksamkeit lenken. Die gewaltige Ausdehnung der hinteren Zelle D hat eine starke Verschiebung des animalen Poles nach vorne zur Folge, sodass eine in der Ebene der vegetativen Zellen in deren Berührungspunkte errichtete Normale mit der in gleicher Weise durch den animalen Pol gezogenen einen schiefen Winkel bildet. Wir werden diese Verschiebung bald noch weiter zunehmen sehen und später ihre direkte Beziehung zu der ausgebildeten Larvenform kennen lernen.

Doch fahren wir in der Furchung selbst weiter fort. Der nächste Teilungscyclus führt uns über zu dem sechzehnzelligen Stadium, freilich nicht direkt, sondern in einer Reihe einzelner Stufen, deren sämtliche Spindeln leiotrop gerichtet sind, d. h. also von rechts unten nach links oben. Die erste dieser Stufen führt zum neunzelligen Stadium. Eine kleinere vegetative Zelle wird in dem hinteren Quadranten von einer grösseren animalen getrennt, erstere bildet den Rest der grossen Zelle D, letztere stellt das zweite Derivat derselben dar, also d_2. Diese Zelle ist von grösster Bedeutung für den weiteren Verlauf der Furchung und den späteren Aufbau der Larve, wir wollen sie nach dem von den Anneliden übertragenen Ausdruck als I. Somatoblasten und abgekürzt mit dem Buchstaben X im Anschluss an Wilson und Lillie bezeichnen.

Sehr grosse Schwierigkeiten bereitet die Darlegung der Teilungen der übrigen Zellen, da diese in ihrer Reihenfolge ausserordentlich variieren. Festliegend ist nur das Endziel, das 16zellige Stadium, im übrigen folgen die Teilungen völlig regellos auf einander, teils im unteren, teils im oberen Quartett. Hervorzuheben ist nur, dass im letzteren ebenfalls die Zelle d_1 in der Regel vorauseilt.

Etwas näher betrachten müssen wir uns das fertig ausgebildete 16zellige Stadium, welches Fig. 5 vom animalen und Fig. 6 vom vegetativen Pole aus darstellt. Nach dem unregelmässigen Verlaufe der Teilungen selbst ist die jetzt wieder gewonnene Regelmässigkeit ganz überraschend. Dieselbe ent-

spricht strenge dem spiraligen Typus der Furchung. Zu oberst liegt das Quartett a_1, b_1, c_1, d_1, es folgt sodann zwischen denselben $a_{1.1}$, $b_{1.1}$, $c_{1.1}$ und $d_{1.1}$, weiter a_2, b_2, c_2, d_2 und endlich am vegetativen Pole A, B, C und D. Störungen verursacht an der hinteren Seite nur die excessive Entwicklung von d_2, wo die Zelle $a_{1.1}$ auf der rechten Seite etwas aus ihrer Lage gedrängt erscheint.

Weit umfangreicher sind jedoch die Störungen am vegetativen Pole. Gehen wir von den vier Zellen am animalen Pole, a_1, b_1, c_1, d_1, aus, so ist die vegetative Zellenscheibe, bestehend aus A, B, C und D, nunmehr ganz beträchtlich zu ersterer seitlich verschoben, oder mit anderen Worten, eine durch B und C gezogene Linie wird mit der durch b_1 und d_1 gezogenen einen beträchtlichen Winkel bilden. Dieses Verhalten, das schon jetzt scharf ausgeprägt ist, erhält sich bis auf späte Stadien, auf seine Bedeutung kann ich jetzt noch nicht weiter eingehen. Ich will hier nur, wiederum vorausgreifend, bemerken, dass ich der leichteren Übersicht halber, wie vorher die Zelle D, so jetzt ihren weitaus grössten früheren Bestandteil, nämlich X, consequentermassen als hinten annehmen muss, während sich die übrigen Zellen in der bereits angedeuteten Weise um sie gruppieren. Die oben erwähnte Symmetrieebene des animalen Poles fällt sodann ziemlich genau mit der Halbierungslinie des I. Somatoblasten zusammen, die des vegetativen Poles dagegen nicht.

Dieses sechzehnzellige Stadium bildete den letzten, wenn ich so sagen darf, Ruhepunkt in der Furchung, von nun an folgen die Teilungen ununterbrochen auf einander. Bei Unio scheint dieses sechzehnzellige Stadium nur ganz vorübergehend ausgebildet zu sein, da Lillie an das 13zellige direkt das 17zellige anschliesst.

Die neuen Teilungen heben wiederum mit dem hinteren Quadranten an, indem die Zelle X (d_2) eine Tochterzelle abgiebt, und zwar nach rechts unten, auf dem Wege einer dexiotropen Teilung. Die neugebildete Zelle, welche wir als erstes Derivat von X mit dem Zeichen x_1, versehen wollen, reiht sich ihrer Lage nach unmittelbar an D an, dieselbe in Gemeinschaft mit A, B, C und c_2 umschliessend.

Die untere Hälfte des Eies verlassend, müssen wir nun unsere Aufmerksamkeit dem animalen Pole zuwenden, an dem sich eine Anzahl wichtiger Teilungen jetzt vollzieht, eingeleitet durch die Teilung von $d_{1.1}$, der sich bald die von $a_{1.1}$, $b_{1.1}$ und $c_{1.1}$ anschliessen. Die Richtung der Spindeln verläuft von links unten nach rechts oben, ist also dexiotrop. In diesen Teilungscyclus schiebt sich zeitlich ein zweiter ein, nämlich derjenige des direkt den animalen Pol bildenden Quartetts. Er beginnt mit d_1, es folgen a_1 und c_1 und schliesslich b_1. Bei allen diesen Teilungen ist der zeitlich frühere Eintritt der

Teilung in dem hinteren Quadranten offenbar, es folgen sodann rechte und linke Seite, wobei erstere in der Regel ein wenig vor der letzteren voraus ist, und endlich vollendet der vordere Quadrant den Cyclus. Dies ist wenigstens das Verhalten in der Mehrzahl der Fälle, eine Variation innerhalb gewisser Grenzen kann ich jedoch nicht in Abrede stellen. Es standen mir beliebige Mengen aller dieser Stadien zur Verfügung, ich habe stets eine grössere Zahl untersucht und genau aufgezeichnet, aber es würde von nur geringem Interesse sein, sich hier noch weiter in einzelnen Beispielen zu verbreiten. Es genügt mir, nochmals hervorzuheben, dass die oben gegebene Reihenfolge der einzelnen Quadranten nicht durchaus unveränderlich fixiert ist. Es kann z. B. der vordere Quadrant den rechten oder linken überholen, am häufigsten wiederum den letzteren, nie aber erstreckt sich die Variation so weit, dass der hintere Quadrant vor den übrigen zurückbliebe.

Diese Teilungen haben die Zellenzahl der ersten Ectodermgeneration auf 16 erhöht, ihr stehen neun andere Zellen gegenüber, von denen nur vier dem eigentlichen vegetativen Pole angehören, sodass noch fünf Zellen zurückbleiben, die ausschliesslich der zweiten Ectodermgeneration angehören (incl. X und x_1.) Hierzu treten nun noch zwei neue Zellen, die sich während der eben vom animalen Pole beschriebenen Vorgänge am vegetativen Pole ausgebildet haben. Die eine derselben wird dargestellt durch d_3, die erste Zelle der dritten Ectodermgeneration bildend. Die Richtung der Teilungsspindel entspricht derjenigen von x_1, ist also dexiotrop. Die zweite Zelle, um die es sich hier handelt, wird von X abgeschnürt, aber nun nach der x_1 gegenüberliegenden Seite, d. h. also nach links unten, auf dem Wege einer leiotropen Teilung. Ihrer Lage nach schliesst sie sich dicht an das kurz vor ihr gebildete d_3 an, sodass die Zelle D nunmehr von einem Kranze kleinerer Zellen umgeben ist, der nur noch eine kurze Berührungsstrecke mit X freilässt. Es sind diese Zellen, rechts beginnend, x_1, A, B, C, c_2, d_3 und x_2.

Ohne sich völlige Ruhe zu gönnen, setzt der Keim seine Teilungen fort, zunächst einige weniger wichtigere vollziehend, die zum Verfall von c_2 in $c_{2.1}$ und $c_{2.2}$ führen und x_1 in $x_{1.1}$ und $x_{1.2}$ zerlegen. Von dem Quartett der zweiten Ectodermgeneration hatte sich bisher nur d_2 wiederholt geteilt, es folgt also nunmehr c_2, während a_2 und b_2 noch in Ruhe verharren. Die Teilung von x_1 bietet kein besonderes Interesse dar.

Die eben erwähnte Teilung hat sich noch nicht völlig vollzogen, so folgen die vegetativen Zellen dem Beispiele von D zur Vollendung der dritten Ectodermgeneration durch Abgabe je einer neuen Zelle, a_3, b_3, c_3. A ist in der Regel den übrigen etwas voraus, es folgen sodann B und endlich C. Diese Regel gilt wiederum nicht unbedingt, zuweilen sind B

und C der Zelle A voraus, oder auch wieder B allein den beiden anderen.

Den unteren Pol verlassend, kehren wir zum animalen Pole zurück, an dem sich jetzt eine Anzahl der bedeutungsvollsten Teilungen abspielt. Vorweg nehmen wir zunächst die erneute Teilung von X, welche ein drittes Derivat dieser mächtigen Zelle, x_3, liefert. Dieselbe wird nahezu in der Medianebene nach dem animalen Pole hin abgegeben, später ist jedoch deutlich zu erkennen, dass die betreffende Zelle sich etwas nach rechts verschiebt und diese Lage konstant beibehält. (Fig. 7, x_3.)

Von grösserer Wichtigkeit aber sind für uns augenblicklich die Zellen des animalen Poles. Dieselben erfahren eine plötzliche, bedeutende Vermehrung von 16 auf 25 Zellen, hervorgerufen durch die Teilung von d_1, sowie die Teilungen der ganzen Quartette 1.1.1 und 1.1.2. Eingeleitet werden dieselben durch d_1, dessen Spindel nahezu aequatorial liegt und zur Bildung von $d_{1.3}$ führt. Es folgt sodann zunächst wieder der hintere Quadrant der beiden übrigen Quartetts und hierauf der Rest. Im einzelnen ist noch zu bemerken, dass in der Regel das Quartett 1.1.2 dem näher am animalen Pole gelegenen 1.1.1 etwas vorauseilt, während andererseits vordere und rechte Seite der linken voraus sind. Auch diese Regel bedarf der Einschränkung einer Variation innerhalb gewisser Grenzen. Auf die Bedeutung dieser starken Zellvermehrung am animalen Pole müssen wir später ausführlich zurückkommen.

Etwa gleichzeitig oder kurz auf diese Teilungen folgen einige weitere näher am unteren Pole. Von hohem Interesse sind zunächst die Teilungen von b_2 und a_2. Diese zweite Ectodermgeneration zeigt in ihrer ersten Teilung die grösste zeitliche Differenz hinsichtlich der Teilung ihrer einzelnen Quadranten. Die erste Teilung erfolgte nach dem 16zelligen Stadium unter Bildung von x_1 oder $d_{2.2}$. Es folgte sodann nach dem 27zelligen Stadium c_2 unter Zerfall in $c_{2.1}$ und $c_{2.2}$. Jetzt nach dem 42zelligen Stadium findet erst die Teilung der beiden letzten noch übrigen Quadranten a_2 und b_2 in $a_{2.1}$, $a_{2.2}$, bezüglich $b_{2.1}$, $b_{2.2}$ statt. Die Richtung der Spindel ist in allen vier Quadranten dieselbe, nämlich dexiotrop.

Von grösserer Bedeutung für die Differenzierung des Keimes ist jedoch eine sich nahezu gleichzeitig vollziehende Teilung direkt am vegetativen Pole, ich meine diejenige von D zur Abgabe einer vierten Generation. D zerfällt durch diese Teilung in eine vordere, kleinere und eine hintere, grössere Zelle, welch letztere gegen erstere etwas nach rechts verschoben erscheint. Die neugebildete Zelle d_4 nimmt im weiteren Verlaufe der Furchung gegenüber allen übrigen Zellen eine ähnliche Sonderstellung ein wie schon früher der I. Somatoblast, wir wollen diese Zelle vorläufig als II. Somatoblasten

bezeichnen, wiederum die Nomenclatur bei den Anneliden zu Rate ziehend, und ihn abkürzend mit dem Zeichen M versehen.

Eine weitere Teilung, auf welche ich besondere Aufmerksamkeit lenken möchte, spielt sich wiederum an X ab. Dieselbe giebt vor ihrer ersten Bilateralteilung noch eine letzte Zelle ab, x_4, deren Teilungsspindel höchst eigentümliche Lageverschiebungen durchzumachen hat. Dieselbe liegt nämlich zunächst völlig horizontal, durch ihre Aequatorialplatte genau die spätere Symmetrieebene kennzeichnend, sodass wir scheinbar bereits die Spindel zur ersten Bilateralteilung vor uns haben, aber eben nur scheinbar, denn mit der Ausbildung der Tochterplatten erfährt die Spindelachse eine Drehung, sodass sie schliesslich schräg von rechts hinten und oben nach links vorn und unten gerichtet ist. Dementsprechend liegt das neu entstandene Produkt von X als x_4 in der Lücke zwischen x_1 und x_2, sodass X und M, die beiden Somatoblasten, nunmehr gänzlich durch eine einfache Zellenreihe von einander getrennt sind.

Ehe wir uns den erneuten Teilungen beider Somatoblasten zuwenden, die zur scharfen Ausprägung der bilateralen Symmetrie des Keimes führen, will ich erst noch einige untergeordnete Teilungen anführen, um das Gesammtbild zu ergänzen. Die eine dieser Teilungen bezieht sich auf $c_{2.2}$, dieselbe entspricht innerhalb ihres zugehörigen Quartetts derjenigen von x_1, in welcher Zelle wir ja den Repräsentanten von $d_{2.2}$ vor uns haben. Die erwähnte Teilung führt zur Bildung von $c_{2.2.1}$ und $c_{2.2.2}$. Die Teilung der übrigen zu diesem Quartett gehörigen Quadranten habe ich nicht mehr zu verfolgen vermocht.

Die zweite, noch anzuführende Teilung ist diejenige von $x_{1.1}$. Sie ist zeitlich bereits nicht mehr völlig scharf präcisiert, insofern sie teils vor, teils nach der Bilateralteilung von X und M stattfindet. (Fig. 8.)

Etwas vorgreifend muss ich endlich hier zunächst noch einige weitere Veränderungen am animalen Pole anführen, welche die Zellen der ersten Ectodermgeneration wiederum um vier vermehren, sodass dieselben alsdann die Zahl 29 erreichen. Wir hatten oben gesehen, dass sich die Quartetts $1.1.1$ und $1.1.2$ völlig geteilt hatten, dass ferner d_1 eine erneute Teilung unter Bildung von $d_{1.3}$ erfahren hatte, jetzt vollendet das letztere Quartett seine Teilung unter Bildung von $a_{1.3}$, $b_{1.3}$, $c_{1.3}$. Gleichzeitig beginnt auch das letzte der vier ursprünglichen Quartetts in die Teilung einzutreten, wiederum ist es der hintere Quadrant $d_{1.2}$, welcher den übrigen vorauseilt, die beiden neuen Zellen $d_{1.2.1}$ und $d_{1.2.2}$ bildend. Die Spindel hat dieselbe Lage wie vorher diejenige von d_1, d. h. sie liegt nahezu aequatorial.

Die Teilung der drei noch übrigen Quadranten des betreffenden Quartetts zu verfolgen, scheiterte an der immer

unsicherer werdenden Diagnosticierung der einzelnen Zellen, da jede Orientierungsmarke am animalen Pole verloren geht. Ohne dass es zur Ausbildung regelmässig angeordneter Zellkomplexe käme, wie beispielsweise bei Prosobranchiern und Anneliden, treten stets sich steigende Verschiebungen auf, sodass wir schliesslich nur noch zwei Komplexe innerhalb der ersten Ectodermgeneration festzuhalten vermögen, eine centrale Zellenplatte direkt am animalen Pole und einen dieselbe umgebenden Ring von Zellen, im wesentlichen bestehend aus den Quartetts 1.1.1 und 1.1.2.

Doch kehren wir zum unteren Pole des Keimes zurück. Zwei Teilungen sind es jetzt, die vor allem unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken, die ersten Bilateralteilungen der beiden Somatoblasten. In der Regel erfolgt zunächst die Teilung von X und sodann diejenige von M (Fig. 8.) Eine zweite Serie von Präparaten lässt auf einen umgekehrten zeitlichen Verlauf schliessen, ohne dass ich Grund hätte, den einen oder anderen beider Typen für anormal zu halten.

Ein derartiges schwankendes Verhalten, wie wir es eben in dem Auftreten der beiden ersten Bilateralteilungen wahrnahmen, nötigt uns, eine immer grösser werdende Variation der Zellfolge innerhalb der bisher fest umschriebenen Grenzen anzunehmen, zumal uns die Betrachtung eines anderen Zellkomplexes, nämlich von x1.1, ähnliches lehrte.

Aber trotz aller dieser Differenzen wird durch diese Teilungen stets ein Endstadium erreicht, welches an dem Keime zwei Paare bilateral geteilter Zellen erkennen lässt, die durch einen Zellenstreifen, die Derivate von X, getrennt erscheinen. Die bilaterale Symmetrieebene des Keimes ist hiermit scharf ausgeprägt, sie wird genau durch die Scheidungslinie je zweier der bilateral gelegenen Zellen gekennzeichnet.

Von hier wird es jetzt wohl an der Zeit sein, einen kurzen Blick rückwärts zu werfen, um die Beziehungen der soeben gewonnenen Symmetrieebene zu den jüngeren Stadien zu erläutern. Als Fixpunkt dienen uns die bilateral gelegenen Zellen X. Entsprechend ihrem späteren Schicksal als Schalendrüsenzellen; ein Faktum, dass ich hier vorausgreifend als bewiesen annehme, liegen sie an der hinteren, oberen Seite des Keimes und demgemäss müssen wir auch der einfachen, ungeteilten Zelle X diese Lage zuweisen. Um diesen Fixpunkt müssen wir nun versuchen, die übrigen Zellkomplexe zu gruppieren. Zunächst der animale Pol. Derselbe weist eine gewisse Assymetrie darin auf, dass ein Derivat von X, x3, sich dem Zellenkomplex der ersten Ectodermgeneration auf der rechten Seite angeschlossen hat. Die übrigen Verlagerungen des animalen Poles gegenüber der Symmetrieebene sind nur geringe, sie haben infolge ihrer Unregelmässigkeit wenig Bedeutung, mehr dagegen diejenigen des vegetativen Poles. Wir

sahen oben bereits, wie hier von Anfang an das vegetative Zellenquartett gegenüber dem animalen eine Drehung erfuhr, sodass die durch D/B geführte Linie schräg zu einer solchen durch d_1/b_1 gezogenen lag. Von X aus gerechnet lag D also sodann schräg nach links unten hin, und dieses Verhältnis der gegenseitigen Lage erhält sich sehr konstant durch eine ganze Reihe von Stadien. Eine Änderung erleidet dasselbe jedoch durch die Bildung von M, welche von der Zelle D nur einen kleinen Rest zurück lässt. Die Spindel dieser Teilung ist, wenn man den Keim ausserhalb stehend von hinten betrachtet, von links vorn nach rechts hinten gerichtet. Auf diese Weise wird also M wieder von der Verschiebung, die D nach links erlitten hatte, in die Symmetrieebene zurückverlagert, und so erklärt es sich, dass die erste Bilateralteilung von beiden dieselbe Symmetrieebene zu markieren vermag. Die beiden Somatoblasten, in der hinteren Medianebene gelegen, bilden nun zusammengenommen den weitaus grössten Teil der ursprünglichen grossen Zelle D, und nimmt eben diese Hauptmasse jetzt den hinteren Bezirk des Körpers ein, so ist es naturgemäss, auch in der noch ungeteilten Zelle des vierzelligen Stadiums den hinteren Teil des Keimes zu erblicken. Nimmt aber D auf dem vierzelligen Stadium den hinteren Pol ein, so muss B den vorderen Teil des Keimes, A und C die seitlichen Hälften bilden. Die beiden ersten Furchungsebenen müssen demnach schräg zur Symmetrieebene geneigt sein. Vom vierzelligen Stadium aus rückwärts gehend, muss nun das zweizellige Stadium, in den späteren Furchungskeim einbeschrieben, eine schräge Richtung einnehmen, die grössere Zelle nach links hinten, die kleinere nach rechts vorn gerichtet. Nur so wenigstens lässt sich aus ihm das vierzellige Stadium mit den schräg gerichteten Furchungsebenen ableiten, und damit sind die späteren Bezirke des Keimes von dem Augenblicke an gegeben, wo die erste Furchungsspindel sich in der Richtung von links hinten nach rechts vorn und oben eingestellt hat.

Diese Deduktionen lassen sich durch einen Vergleich mit anderen Formen noch weiter ausführen. Ich greife Nereis heraus. Nach Wilson ist das vierzellige Stadium bei diesem Anneliden derart orientiert, dass D und C hinten, A und B vorn liegen, die beiden ersten Furchungsebenen also mit der späteren Median- und Querebene zusammenfallen. Suchen wir uns diesen Gegensatz mit Hilfe obiger Ausführungen klar zu machen.

Als Fixpunkt gilt in beiden Fällen die Lage von X an der Hinterseite des Keimes, mag dieselbe nun sofort vollendet ausgeprägt sein, wie bei Dreissensia, oder mag sie zunächst noch eine kleine seitliche Verlagerung aufweisen, wie bei Nereis. Nun ist bei Nereis der I. Somatoblast weit kleiner als die zurückbleibende Makromere D, nur ein kleiner Teil der

Zelle D des vierzelligen Stadiums wird also an dem Aufbau der späteren Hinterseite teilhaben, der grössere wird seitlich liegen bleiben, daher die oben angegebene Art der Orientierung. Umgekehrt ist es bei Dreissensia, hier liefert der weitaus grösste Teil der Zelle D die Hinterseite, also ist die andere Orientierung am Platze.

Eine Betrachtung anderer Anneliden scheint dies noch weiter zu bestätigen. Bei Amphitrite sind die Makromeren nach Mead weniger umfangreich als der I. Somatoblast, und sofort erhält das vierzellige Stadium dieselbe Orientierung, wie ich sie für Dreissensia angegeben habe.

Die Lage der vier vegetativen Zellen wird auf späteren Stadien durch die verschiedene Orientierung des vierzelligen Stadiums nur wenig beeinflusst, dieselbe ist schon auf dem sechzehnzelligen Stadium bei Dreissensia ganz die nämliche, wie bei Nereis. Die Verschiebungen, welche dieses zur Folge haben, sind oben bereits eingehend erörtert.

Eine tiefere Bedeutung der beiden ersten Furchungsebenen für die späteren Organisationsverhältnisse der Larve ist also wohl kaum anzunehmen, das beweisen schon die ausserordentlich verschiedenen Angaben. Wie enge ihre Orientierung mit den Eigentümlichkeiten des Furchungskeimes in jedem einzelnen Falle zusammenhängt, das glaube ich gerade durch die obigen Ausführungen am besten bewiesen zu haben. Übrigens schreiben auch Wilson und Conklin der Lage der ersten Furchungsebenen eine nur untergeordnete Rolle zu, der hauptsächlichste Anhaltspunkt für die Beziehung der späteren Stadien auf das vierzellige war ihnen die Lage der Polfurchen.

Nach dieser längeren Erörterung hätte ich nun noch die Verhältnisse der Lageverschiebung von animalen und vegetativen Pole in der Dorso-ventralachse des Keimes zu betrachten. Da ich bereits eingangs öfter auf dieselbe hingewiesen habe, so will ich die weitere Auseinandersetzung darüber noch etwas hinausschieben, bis wir einige weitere Veränderungen am Furchungskeime kennen gelernt haben, die direkt zur Ausbildung der Larvenform überleiten.

Wir verliessen den Keim unmittelbar nach Ausbildung der bilateralen Symmetrie. Es wird nunmehr unsere Hauptaufgabe sein, das Schicksal der beiden Somatoblasten weiter zu verfolgen, da dieselben wichtigen Organkomplexen ihren Ursprung geben. Die nächste Teilung vollzieht sich an X, indem beide bilateral gelegene Zellen ein kleineres Derivat nach derselben Seite hin abgeben, und zwar nach rechts (x5). Auffallend ist an dieser Teilung vor allem, dass die Bilateralteilung plötzlich wieder von einer spiraligen unterbrochen wird.

Eine ganz ähnliche Teilung macht auch der II. Somatoblast, M, durch, er giebt je eine kleinere Zelle nach vorn und auf die linke Seite ab, ebenfalls nochmals dem spiraligen

Teilungsmodus folgend. Nach Abgabe dieser kleineren Elemente enthalten beide Somatoblasten nunmehr in sich geschlossene Organanlagen, und zwar, um es kurz zu sagen, X/X die Anlage der Schalendrüse, M/M den grössten Teil des Mesenchymmuskelgewebes. Beide vergrössern nunmehr ihre Zellenzahl durch eine Reihe auf einander folgender Bilateralteilungen, so zunächst X, indem dabei stets die eine Seite der anderen etwas vorauseilt, ein Verhalten, das auch Lillie bei Unio zu konstatieren vermochte. Hierauf macht auch M die zweite Bilateralteilung durch, sodann X die dritte, wiederum mit Zeitdifferenzen der beiden symmetrisch gelagerten Zellen. Später schliesst sich auch M wieder mit einer neuen Teilung an, bis dieselben durch die Formveränderungen des betreffenden Organes oder Organkomplexes unregelmässiger sich gestalten.

Es wird jetzt an der Zeit sein, etwas genauer das Schicksal der einzelnen, bisher besprochenen Zellkomplexe ins Auge zu fassen und den Anteil klar zu legen, welchen dieselben am Aufbau der Larve nehmen. Ich verweise bei dieser Betrachtung vor allem auf die beigegebene Figur 9, welche uns den Keim, soweit wir ihn bis jetzt verfolgt haben, in seine einzelnen Regionen gesondert darstellt. Wir zählen im Ganzen neun verschiedene Komplexe, die wir nun in ihrer weiteren Ausbildung begleiten wollen.

Die erste Ectodermgeneration hat bis zu dem zuletzt geschilderten Stadium die bei weitem grösste Zahl von Zellen erreicht. Aus ihr leiten sich Scheitelplatte (Sp) und Velum (Vl) ab, und zwar wird letzteres dem Hauptanteile nach gebildet von der Randzone, also den Zellkomplexen 1.1 und 1.2 nebst deren Derivaten, während die Scheitelplatte aus den direkt am animalen Pole gelegenen Zellen a_1, b_1, c_1, d_1 ihren Ursprung nehmen muss.

Auf die erste Ectodermgeneration folgt eine zweite (II) und dritte (III) und nichts hindert uns daran, noch eine vierte und selbst fünfte (IV/V) anzunehmen. Lillie will zwar für Unio nur drei Ectodermgenerationen gelten lassen, ich vermag bei diesen dotterarmen Eiern eine derartige strenge Sonderung nicht durchzuführen. Es könnte allein die Rücksicht auf andere Formen mit dotterreichen Eiern bestimmend wirken, da hier in der That eine solche Scheidung auftritt, freilich auch nicht immer, da Fujita für Siphonaria vier Ectodermgenerationen bestimmt nachgewiesen hat. Auf jeden Fall liefern aber die nun folgenden Ectodermgenerationen die seitlichen Regionen des Körpers, wenn wir von dem I. Somatoblasten, der ja auch der 2. Generation angehört, ganz absehen und hinzufügen, dass die oberen Randpartieen der zweiten Generation wahrscheinlich noch mit einigen Zellen an der Bildung des Velums teil haben, indem sie die Lücken zwischen den einzelnen Quadranten der ersten Generation völlig aus-

füllen, und wenn wir ferner hinzufügen, dass die eine oder andere Zelle der zweiten wie dritten Generation zur Bildung von Mesenchym ins Innere rückt, wie wir im einzelnen später noch sehen werden.

Einen weiteren gesonderten Komplex stellen die Zellen des vegetativen Poles (Ent) dar, sie werden durch eine Einstülpung nach innen verlagert zur Bildung des Mitteldarms nebst dessen Anhangsdrüsen.

Schliesslich bleiben noch die beiden Somatoblasten zu betrachten übrig. Der II. Somatoblast, welcher der vierten Generation entstammt, wird später in einem besonderen Kapitel ausführlich behandelt werden, näher eingehen wollen wir dagegen auf den I. Somatoblasten. Derselbe zerfällt in drei gesonderte Partieen. Eine mittlere Partie zeichnet sich vor allem durch die Grösse ihrer Zellen und die längere Zeit anhaltenden Bilateralteilungen aus, durch Einstülpung geht aus ihr die Schalendrüse (Sd) hervor. Mit ihrer Einstülpung rückt zugleich der Velarkranz an der Hinterseite, wo er zunächst noch offen war, mit seinen beiden Enden an einander, um so schliesslich einen geschlossenen Ring zu bilden.

Als zweiten Bestandteil des I. Somatoblasten müssen wir das kleine Derivat x_3 ansehen, welches in den umliegenden Ectoderm-zellen verschwindet und zu keinem besonderen Organe zu verfolgen ist.

Die dritte Partie endlich besteht aus einer Reihe kleinerer Derivate, welche successive von X nach unten hin abgegeben wurden. Sie bewirken hauptsächlich die Umwachsung des II. Somatoblasten, dehnen sich später gewaltig aus und spielen in dem Aufbau der Larve als sog. Ventralplatte (Vp) eine bedeutende Rolle. Wir werden desshalb später öfter auf sie zurückzukommen haben.

Es ist eine weitverbreitete Erscheinung bei Mollusken wie manchen anderen Tiergruppen, dass bei der Furchung nach einer Teilung weite Hohlräume zwischen den geteilten Zellen auftreten. Dieselben wurden in letzter Zeit namentlich durch Stauffacher von Cyclas, durch Kofoid von Limax agrestis und durch mich von Limax maximus genau beschrieben. Dreissensia weist dieselben in ganz der gleichen, ebenso starken Ausbildung auf, wie die genannten Formen. Ich beabsichtige jedoch durchaus nicht, mich nochmals bis in die Einzelheiten

hinein hier über dieselben zu verbreiten, ein herausgegriffenes Stadium (Fig. 10) zeigt die völlige Übereinstimmung. Nur ein Unterschied macht sich gegenüber Limax geltend, und dieser hängt enge mit dem verschiedenen Furchungsmodus zusammen. Bei Limax maximus verlief die Furchung sehr regelmässig, indem die einzelnen Quadranten eines Quartetts sich fast stets gleichzeitig teilten, sodass zwischen den Teilungsphasen geometrisch regelmässig gestaltete Ruhestadien lagen, auf denen sodann die erwähnten Erscheinungen sich abspielten. Hier liegen die Verhältnisse anders. Der unregelmässige Verlauf der Furchung, der fast eine Zelle nach der andern sich teilen lässt, verwischt nahezu völlig eine derartige Regelmässigkeit, sie lässt sich höchstens von dem zweizelligen bis achtzehnzelligen Stadium verfolgen, sodann treten die Erscheinungen ganz unregelmässig an den verschiedensten Stellen des Keimes auf, erhalten sich aber bis in die Gastrulation hinein.

Die Bedeutung dieser Flüssigkeitsräume ist ganz dieselbe wie bei Limax maximus, es sind Excreträume, welche verbrauchte Stoffe nach aussen befördern. Deutlich lässt sich am lebenden Objekt im freien Wasser das Kollabieren der Furchungskugeln nach dem Ausstossen der Flüssigkeit beobachten, und mein conserviertes Material lässt alle Übergänge von einem extrem ausgedehntem Furchungskeime bis zu einem völlig massiven Zellenhaufen erkennen. Wenn ich hier eine weitere Darstellung unterlasse, so geschieht es nur desshalb, weil es nichts anderes wäre, als eine direkte Wiederholung meiner Schilderung von Limax maximus.

Was die spezielle Verbreitung dieser Excreträume innerhalb der Lamellibranchiatenklasse betrifft, so muss ich hier zunächst an die Beobachtungen Lovén's erinnern, dessen für ihre Zeit ausserordentlich exakten Untersuchungen zwar jetzt einen allzu weitgehenden Vergleich nicht mehr gestatten, aber doch auf ähnliche Vorgänge schliessen lassen. Er erwähnt nämlich während der Furchung (von Modiolaria und Cardium) ein abwechselndes Hervortreten und Wiederverschmelzen der Furchungskugeln, verbunden zugleich mit einem Verschwinden und Wiedersichtbarwerden der Kerne. Die Worte, mit denen er diese Vorgänge beschreibt, lassen sich sehr wohl darauf beziehen, dass infolge mächtiger Excreträume die Grenzen der vorher sich deutlich abhebenden Furchungskugeln schwerer sichtbar werden und so plötzlich wieder ein Stadium mit scheinbar geringerer Zellenzahl darstellen. Nur so wenigstens erscheint mir die Darstellung Lovén's verständlich.

Sehr stark entwickelt sind diese Excreträume auch bei Cyclas nach Stauffacher's Darstellung. Er schildert diese Prozesse dort derart, als ob der helle Raum continuierlich in das Plasma ohne trennende Membran überginge. Sowohl

Kofoid wie ich haben ein derartiges Verhalten als durchaus unwahrscheinlich hingestellt, und jetzt bin ich durch das erneute Studium dieser Vorgänge in diesem Urteil nur bestärkt worden.

Auffallenderweise erwähnt Lillie für die Unioniden diese Erscheinungen nirgends, höchstens spricht er zuweilen von einer Abflachung der Zellen. Dagegen scheinen mir die Abbildungen mancher der früheren Beobachter (Flemming) entschieden für ihr Vorhandensein zu sprechen.

Auf einen Punkt muss ich schliesslich noch etwas eingehen, er betrifft Kofoid's Erklärung dieser Excreträume. Kofoid nimmt an, dass Süsswasser und vor allem Eiweisshüllen hemmend auf die Exosmose der Abfallstoffe einwirken und dass infolge dieser verlangsamten Exosmose die inneren Excreträume zu Stande kämen. Vergleichen wir zunächst Dreissensia mit Limax, so müssten die Eiweisshüllen des letzteren einen ungleich stärkeren, steigernden Einfluss auf Umfang und Häufigkeit der Excreträume ausüben. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall, ja, Dreissensia übertrifft womöglich noch Limax maximus. Dass Dreissensia erst während ihres Aufenthaltes im Süsswasser die erwähnten Eigenschaften erworben haben soll, scheint mir wenig plausibel, zumal sie noch völlig in allem übrigen ihren marinen Verwandten gleicht. Ausserdem besitzen wir noch keine genaue Darstellung der Furchung mariner Lamellibranchier, bei welchen dieselben Excreträume möglicherweise ebenfalls auftreten.

Als sicher kann ich jedenfalls infolge des Vergleichs von Dreissensia und Limax hinstellen, dass die kompakte Umhüllung des Eies durch Eiweiss und Gallertschale keinen Einfluss auf etwaige Verstärkung dieser Prozesse ausübt, und würde bewiesen werden, dass auch marine Formen sie wohl ausgebildet besitzen, so würde ein Einfluss des Süsswassers ebenfalls nicht anzunehmen sein. Nicht die physiologischen, äusseren Bedingungen, unter welche das Ei gesetzt ist, würden dann die Abscheidung der Excretprodukte nach innen veranlassen, sondern die Ursachen müssten in inneren, uns freilich noch kaum bekannten Vorgängen zu suchen sein. Die Rolle, welche der Kern bei der Abscheidung dieser Stoffe spielt, ist vielleicht ein derartiger Faktor.

Kofoid suchte seine Ansicht auch experimentell zu bestätigen, indem er Eier von Physa in Salzlösungen verschiedener Concentration brachte. Er fand dann, dass dieselben einen mehr oder weniger starken retardierenden oder abschwächenden Einfluss auf die Ausbildung der Excreträume ausübten. So einleuchtend dieses Experiment auch zunächst erscheinen mag, man möge dabei wohl bedenken, dass ein derart abnormes Medium, in welches die Eier gebracht wurden, den ganzen

Organismus des Eies unbedingt schwächen und seine Lebensthätigkeit herabsetzen muss, wenn die Furchung dabei auch noch normal verläuft. Verlangsamung und Abschwächung dieser Prozesse würden hierdurch schon eine genügende Erklärung finden, zumal stärkere Lösungen die Lebensthätigkeit völlig sistierten.

II. Ausbildung der Larvenform.

Eine ganze Reihe tiefgreifender Umwandlungen führt den länglichen ovalen Furchungskeim in die Trochophoralarve über, wir wollen dieselben jetzt nach einander betrachten. Im wesentlichen handelt es sich um die Bildung des Darmes, der Schalendrüse, des Velums, der Scheitelplatte und endlich des Mesenchym-Muskelgewebes.

Beginnen wir mit der Bildung des Mitteldarmes, d. h. also der Gastrulation. Die ersten Anfänge einer Einsenkung der vegetativen Entodermzellen, zu denen sich, wie wir oben sahen, noch zwei kleinere Derivate von M gesellten, machen sich schon sehr frühzeitig bemerkbar. Sie vertieft sich sehr bald und drängt die ganze Anlage ins Innere (Fig. 11), dabei den ursprünglich weit ausgedehnten Blastoporus zu einem in der Symmetrieebene gelegenen, kurzen Schlitz verengend. Dieser Schlitz geht endlich in eine kleine, kreisrunde Öffnung über. Bei Beginn der Einstülpung nehmen die Entodermzellen infolge des seitlichen Druckes eine längliche, förmlich gestielte Gestalt an, nach der Verlagerung ins Innere bilden sie eine regelmässige, aus kubischen Zellen bestehende Begrenzung des Entodermsäckchens. (Fig. 12.)

Ehe wir aber das weitere Schicksal derselben verfolgen, müssen wir die sich gleichzeitig abspielende Bildung der Schalendrüse nachholen. Wir verliessen den aus dem umfangreichsten, mittleren Teile des I. Somatoblasten hervorgegangenen Zellenkomplex auf dem Stadium von sechs Zellen. Diese beginnen sich alsbald ebenfalls einzustülpen, dabei tief ins Innere der Furchungshöhle hineinragend. (Fig. 11). Unter reger Zellvermehrung wird die Einstülpung tiefer, und endlich bildet die ganze Anlage ein auf den ersten Blick der Darmanlage zum Verwechseln ähnliches Säckchen. Die Einstülpungsöffnung, welche ursprünglich ebenfalls einen weiten, unscharf begrenzten Umfang darbot, verengt sich sehr bald zu einem Schlitze, dessen Länge weit grösser als desjenigen des Blastoporus ist, und der senkrecht zur Symmetrieebene gestellt ist.

Das Bild, welches ein Sagittalschnitt durch ein derartiges Stadium gewährt, ist ein sehr eigentümliches. Wir sehen in Fig. 12 fast den ganzen Raum des äusserlich abgerundeten, ovalen Keimes von zwei tiefen Einstülpungen eingenommen, von denen die eine die Anlage des Mitteldarmes, die andere der Schalendrüse darstellt. Namentlich letztere nimmt einen sehr weiten Raum ein, da sie sich seitlich stark verbreitert

und den Mitteldarm auf der Hinterseite völlig umschliesst. Ein kleiner Teil des Innenraumes wird ferner noch eingenommen von den Mutterzellen des Mesenchym-Muskelgewebes, im wesentlichen dargestellt durch die Abkömmlinge des II. Somatoblasten. wir werden diesen Organkomplex später in einem besonderen Kapitel behandeln und desshalb hier nicht näher auf ihn eingehen.

Die weitere Ausbildung von Darm und Schalendrüse ist es vorzugsweise, welche im folgenden von Einfluss auf die Gestaltung des Keimes ist. Der Mitteldarm wird unter Verschiebung des Blastoporus nach vorn durch Verschluss desselben nach aussen hin abgeschlossen. die Schalendrüseneinstülpung beginnt einen rückläufigen Ausstülpungsprozess durchzumachen. Beide Vorgänge vollziehen sich gleichzeitig. In demselben Masse, wie die Schalendrüse ihren Raum im Innern der Furchungshöhle aufgiebt, nimmt das Darmsäckchen von demselben Besitz. Äusserlich am bemerkenswertesten ist die Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe hat zwei Ursachen. einmal die eben erwähnte Ausstülpung der Schalendrüse und dann das immense Wachstum des oben als Derivate des I. Somatoblasten beschriebenen Zellenkomplexes. Durch letzteren Vorgang wird zunächst der Zwischenraum zwischen Schalendrüse und Blastoporus stetig vergrössert. und da die Schalendrüse mit ihrem unmittelbar unter dem Velum gelegenen oberen Rande fest fixiert ist, so muss der Blastoporus dabei eine Verschiebung von hinten nach vorn erleiden. Von dem Verschlusse einer Rinne kann man hierbei nicht eigentlich reden, da eine solche nur auf den jüngsten Phasen in schwacher Ausbildung besteht, es ist vielmehr ein wirkliches Vorwärtsschieben, das nun noch von einem wesentlichen Faktor, der Ausstülpung der Schalendrüse, unterstützt wird. Dieselbe besteht im wesentlichen zunächst in einem Ausrollen der ventralen Seite der Schalendrüseneinstülpung, wobei dann immer mehr die dorsale Wandung in Mitleidenschaft gezogen und nach aussen vorgestülpt wird, bis endlich nur noch an der dorsalwärts am höchsten gelegenen Zelle, ebenfalls da wo früher der I. Somatoblast lag und später die erste Einstülpung erfolgte, eine schwache Vertiefung erhalten bleibt, die sich schliesslich ebenfalls ausgleicht. Die Schalendrüse besitzt sodann eine nach aussen schwach vorgewölbte Oberfläche, deren Epithel sich unter Abscheidung eines feinen Schalenhäutchens abzuflachen beginnt.

Kehren wir zu unserem Ausgangspunkte zurück, zur Verschiebung des Blastoporus. Dieselbe macht erst halt, nachdem nahezu die Stelle unmittelbar unter dem vorderen Velarrande erreicht ist, d. h. also etwa in dem Bezirke der zweiten Ectodermgeneration. Gleichzeitig haben sich an der Mitteldarmeinstülpung selbst wichtige Umwandlungen vollzogen, die

wir jetzt näher berücksichtigen müssen. Betrachten wir ein Stadium, wie es etwa Figur 12 darstellt, also eine voll entwickelte Gastrula, so ist zu bemerken, dass wir bereits jetzt keine indifferenten Entodermzellen mehr vor uns haben, sondern dass sich eine Sonderung innerhalb derselben in die beiden Hauptbestandteile des späteren Mitteldarmes vollzogen hat, nämlich in Magen- und Darmtractus einerseits und in die Leber andererseits. Die der vorderen Körperwand angelagerten Entodermzellen zeigen nämlich eine von den hinteren Zellen deutlich unterschiedene Struktur. Das Chromatin ist in feinen Körnchen verteilt, der Kern erscheint demnach heller und besizt ausserdem meist einen grossen Nucleolus. Dieser Gegensatz bildet sich immer prägnanter aus, selbst auf Totalpräparaten sind die fraglichen Zellen mit Leichtigkeit zu erkennen, und haben mich öfter veranlasst, sie fälschlich als an dieser Stelle eingeschobene Mesenchymelemente zu deuten. Sie erleiden bald eine Verschiebung nach beiden Seiten und liegen dann bilateral genau an den Stellen, wo später die mächtigen Lebersäcke ausgestülpt werden. Der hintere Teil des Entodermsäckchens lässt aus sich Magen- und Dünndarm hervorgehen, bei der Organogenese werden wir hier wieder anzuknüpfen haben.

Nachzuholen sind endlich noch die ersten Anlagen von Vorder- und Enddarm, da dieselben enge mit der weiteren Ausbildung der Larve verknüpft sind. Zunächst muss ich erwähnen, dass der Blastoporus sich völlig geschlossen hat, indem die Ränder des Entodermsäckchens verschmelzen, ohne dass jedoch hierbei eine schwache Grube als letzter Rest der Einstülpung verloren ginge. Auch bei Unio kommt es nach Lillie nie zu einer direkten Verschmelzung des ectodermalen Randes, sodass die Einstülpungsstelle stets scharf markiert bleibt. Bei Dreissensia wird dieses Verhalten dadurch noch verschärft, dass sich eine neue Anlage genau an der Stelle des früheren Blastoporus ausbildet, nämlich diejenige des Stomodäums. Ectodermzellen drängen sich, eine regelrechte Vertiefung bildend, gegen das geschlossene Mitteldarmsäckchen vor, aus ihnen geht später das Schlundrohr hervor. (Vergl. Fig. 13.) In gleicher Weise geht der Enddarm aus einer sich vertiefenden Einsenkung des Ectoderms am Hinterrande der Larve hervor, er legt sich dicht dem Mitteldarm an und verschmilzt schliesslich mit ihm.

Wir haben jetzt successive den grössten Teil des Larvenkörpers sich aufbauen sehen, von den äusseren Organkomplexen fehlt uns nur noch ein einziger, nämlich Velum und Scheitelplatte. Scharf umgrenzen lässt sich das Velarfeld erst auf verhältnismässig späten Stadien, aber immer noch früh genug, um Beziehungen zu den jüngeren Furchungsstadien aufstellen zu können. Das Auftreten der Cilien gibt uns eine Bestätigung der früheren Orientierung des Keimes, auch jetzt noch ist der

ganze Komplex schief geneigt, ganz wie auf dem achtzelligen Stadium bereits, am Vorderrande von dem späteren Munde, am Hinterrande von der sich ausstülpenden Schalendrüse begrenzt. Schliesslich unterscheiden sich die Velarzellen auch in ihrer inneren Structur von den übrigen Zellen, insofern sie an Grösse zunehmend einen vacuoligen Bau aufweisen. In dem von den Velarzellen umschriebenen Bezirke macht sich ausserdem in der Mitte eine Verdickung bemerkbar, welche einen starken Wimperschopf trägt, die Scheitelplatte. (Fig. 13.)

Um endlich die Larve in den Grundzügen ihrer Entwicklung zu vollenden, so sei noch darauf hingewiesen, dass ein weiterer starker Wimperschopf unmittelbar hinter der Enddarmanlage auftritt, der postanale Wimperschopf. (Fig. 13), und dass ferner unterhalb des ventralen Mundrandes eine schwach entwickelte Wimperzone sich ausbildet, ein postorales Wimperband. (Fig. 13.)

Die weitere Ausbildung der äusseren Form vollzieht sich unter starker, seitlicher Kompression der ganzen Larve, hervorgerufen durch eine Umwachsung von seiten des ursprünglich als kleines, dünnes Plättchen der Hinterseite anliegenden Schalenhäutchens, was der Larve nunmehr das typische Aussehen der Molluskentrochophora verleiht.

Einen Vergleich der erwachsenen Trochophoralarve der Lamellibranchier mit derjenigen der Anneliden ist besser an dieser Stelle noch aufzuschieben, bis wir die bei der Organbildung auftretenden Erscheinungen genauer kennen gelernt haben. Hervorheben will ich nur das eine, dass die Achsenverhältnisse der Larven beider Gruppen mancherlei Verschiedenheiten unter einander aufweisen. Die enorme Entwicklung des I. Somatoblasten und der Schalendrüse an der hinteren, oberen Seite des Keimes bewirkt schon frühzeitig eine bedeutende Neigung des animalen Poles nach vorn, der Wimperkranz ist infolgedessen bei Dreissensia zur Horizontallinie geneigt. Bei Nereis hingegen findet die Hauptentfaltung des I. Somatoblasten ventralwärts statt, der Wimperkranz bleibt demgemäss völlig horizontal liegen.

Auch bei Crepidula, also einem Prosobranchier, stellte Conklin eine Verschiebung des animalen Poles nach vorn um 90° fest, ebenfalls wesentlich verursacht durch die Ausbildung der Schalendrüse, die sich hier freilich weniger durch die Grösse, als durch die Zahl ihrer Zellen auszeichnet.

III. Die Ausbildung des Mesenchym-Muskelgewebes.

In unserer Schilderung des Aufbaus der Larve haben wir die Entstehung der im Inneren zerstreuten Muskel- und Bindegewebszellen bisher noch kaum berührt, wir wollen dies jetzt in einem besonderen Kapitel nachholen, entsprechend der Wichtigkeit des Gegenstandes.

Wir hatten den II. Somatoblasten verlassen, als er, aus insgesamt vier Zellen bestehend, sich in die Tiefe zu verlagern begann. Sie stellen einen der wesentlichsten Bestandteile des späteren Muskel-Bindegewebesystems dar.

Doch ehe wir ihre Bedeutung weiter erörtern, müssen wir einen Punkt aus ihrer früheren Entwicklung herausgreifen und wegen seiner besonderen Bedeutung ausführlicher behandeln. Es handelt sich um das Schicksal der beiden kleinen Zellen, welche von M nach der ersten Bilateralteilung abgegeben wurden. Von Unio, wo die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, vermutet Lillie, dass diese Zellen nachträglich ebenfalls in die Furchungshöhle einwandern, um Mesenchym zu liefern. Ich habe bei Dreissensia nicht den geringsten Anhaltspunkt für eine derartige Annahme gefunden, die fraglichen Zellen schieben sich mitten zwischen die Entodermzellen hinein und gehen in ihnen auf, ohne dass sie später noch zu unterscheiden wären. Diese Ansicht findet eine Stütze in den Beobachtungen Stauffachers an Cyclas. Hier bleibt bei der Abstossung der beiden Urmesodermzellen die eine Hälfte der Mutterzellen an der Aussenseite liegen und liefert Entoderm. Diese aussen liegenden Zellen entsprechen genau den kleinen Derivaten m von M, nur sind sie bei Cyclas bedeutend mächtiger entwickelt. Dass sie freilich nicht allein das gesammte Entoderm liefern werden, in dieser Annahme muss ich Lillie beistimmen.

Lillie stützt sich bei seiner Vermutung über das Schicksal der beiden kleinen Zellen vor allem auf die Beobachtungen Wilson's an Nereis, wonach eine ganze Anzahl derartiger kleiner Derivate von M in das Innere verlagert werden, sich mit Pigment erfüllen und einen Teil des splanchnischen Blattes liefern sollen. In einer neueren Publikation erklärt jedoch Wilson selbst diese Darstellung für irrtümlich, die betr. Pigmentzellen liefern vielmehr den hinteren Teil der Archenteron-

wand, an ihrer Bildung haben neben dem II. Somatoblasten auch noch die Entoblasten teil.

Im übrigen sind diese Verhältnisse bei den Anneliden noch durchaus nicht völlig aufgeklärt, zumal starke Variationen aufzutreten scheinen. Einer der ältesten Beobachter dieser Vorgänge, v. Wistinghausen, leitete aus den fraglichen Zellen als „unteren Urzellen des Rumpfes" den vorderen Teil der Ventralseite ab. Die neueren Beobachter sind in den meisten Fällen nicht völlig über sie ins klare gekommen, zumal diese Elemente häufig einen ausgesprochenen rudimentären Charakter aufweisen, so bei Aricia foetida nach Wilson oder bei Amphitrite nach Mead. Wieder bei anderen (Polymnia) fehlen sie gänzlich oder erreichen die gleiche Grösse wie der II. Somatoblast selbst (Clymenella torquata.)

Dass aber zweifellos der II. Somatoblast nach seiner Bildung durchaus noch nicht reines Mesoderm enthält, das tritt wohl nirgends klarer hervor, als in den Beobachtungen Conklin's an Crepidula. Zweimal werden nach der ersten Bilateralteilung von M grössere Partieen in Gestalt umfangreicher Zellen (primary and secondary Enteroblast) an das Entoderm abgegeben, erst dann ist die völlige Sonderung vollzogen. Wie weit wir hier die Homologien ziehen dürfen, ist bis jetzt schwer zu entscheiden, aber soviel ist mit Sicherheit aus allem zu entnehmen, dass der II. Somatoblast nach seiner Bildung noch fremde Bestandteile zu enthalten vermag.

Nach der Deutung der Befunde Blochmanns von seiten Conklin's scheinen bei Neritina ähnliche Enteroblasten sich zu finden, ebenso bei Umbrella, wenn auch Heymons sie als Mesodermzellen in Anspruch nimmt.

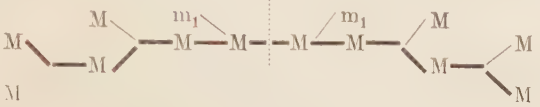
Ähnliche Vorgänge scheinen selbst bei Pulmonaten noch vorzukommen. Während Kofoid und ich bei Limax keine Spur von derartigen Erscheinungen zu konstatieren vermochten, beschreibt Holmes bei Planorbis die Bildung je einer kleineren Zelle von seiten der beiden Urmesodermzellen. Freilich erfolgt ihre Abschnürung erst nach der Verlagerung ins Innere, ihr Schicksal ist unbekannt.

Was nun den II. Somatoblasten als reine Organanlage betrachtet angeht, so ist sein Auftreten ausserordentlich weit verbreitet, sowohl unter Mollusken wie Anneliden. Man hat diese Zellen des II. Somatoblasten in der Regel als die „Urmesodermzellen" beschrieben und in ihnen die Anlage eines mittleren Blattes gesehen. Verglichen mit dem I. Somatoblasten ist die Übereinstimmung beider in dem Modus ihrer Ausbildung ganz überraschend. Beide leiten sich von dem Quadranten D ab, beide erleiden eine Bilateralteilung, geben sodann einige kleinere Derivate ab und teilen sich wieder

bilateral. Zwei Schemata werden die ausserordentliche Übereinstimmung beider noch schärfer hervortreten lassen:

I. Somatoblast:

II. Somatoblast:



Selbst die eigentümliche Erscheinung, die wir bei späteren Teilungen des I. Somatoblasten beobachteten, dass nämlich beide Hälften in ihrer Teilung zeitlich etwas differierten, findet sich auch bei dem II. Somatoblasten. Heymons erwähnt es von Umbrella und Wierzejski von Physa.

Die Sonderung des II. Somatoblasten, d. h. also der „Urmesodermzellen", steht demnach durchaus nicht ohne Parallele in anderen Zellkomplexen da, nichts berechtigt also dazu, sie als ein besonderes Keimblatt den übrigen Furchungszellen entgegenzusetzen. Beide Somatoblasten sind Organanlagen, beide bergen in sich nach ihrer völligen Sonderung ganz bestimmte Organkomplexe, die sie nun zur Entfaltung bringen. Und wie der I. Somatoblast sich, um eben seine organbildende Leistung zu erfüllen, zu einer sackförmigen Einstülpung umformt und sodann, sich wieder ausstülpend, die Schale abscheidet, so drängt sich der zweite Somatoblast in das Innere des Keimes, um daselbst sich auflösend und überall verteilend zunächst eine Art Stützgewebe zu liefern, dann aber nach den Erfordernissen der Larvenorganisation einerseits Muskeln, andererseits Bindegewebe auszubilden.

Eine bedeutende Stütze würde diese soeben ausgesprochene Annahme erhalten, wenn es gelingen sollte, die bisher als typisch mesodermal aufgefassten Organe, Herz und Niere nämlich, auf gesonderte Anlagen, unabhängig von dem II. Somatoblasten, zurückzuführen. Für Limax maximus habe ich diesen Beweis erbracht, hier liefern die „Urmesodermzellen" thatsächlich nur Muskel- und Bindegewebe, und ebenso hat nun neuerdings Tönniges auch für Paludina die gesonderte Anlage aufgefunden.

Doch kehren wir von unseren theoretischen Erörterungen nochmals zur Beobachtung zurück. Der II. Somatoblast ist nicht der alleinige Bildner von Muskel- und Bindegewebe, noch andere Zellen beteiligen sich am Aufbau derselben. Wir müssen, um sie kennen zu lernen, auf ziemlich junge Stadien zurückgehen. Ein genaues Studium einzelner dieser Stadien ergab, dass hie und da kleine Zellen im Inneren des Furchungs-

keimes auftraten, deren Herkunft leider nicht genau festzustellen war, die aber sicher nicht von einer Teilung des II. Somatoblasten abstammen konnten. Sie mussten also der zweiten oder dritten Ectodermgeneration ihren Ursprung verdanken. Dazu scheint ihre Bildung nicht einmal völlig konstant zu sein, auf dem einen Stadium finden sie sich, auf einem anderen wieder nicht.

Ähnliche Erscheinungen wiederholen sich auf dem Stadium der Gastrulation. So liegt auf dem Sagittalschnitte von Fig. 11 über den Entodermzellen eine grössere Zelle, (mx) die nicht den an den Seiten des Keimes gelegenen Zellen des II. Somatoblasten angehört, sondern anderer Entstehung sein muss. Nun beobachtete ich auf etwas jüngeren Stadien, wie einzelne Zellen der II. Ectodermgeneration Neigung zeigten, sich ins Innere zu verlagern, und es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass die fragliche Zelle einer solchen entspricht.

Ihr Auftreten im Inneren des Furchungskeimes scheint konstanter zu sein als dasjenige der vorher erwähnten kleineren Zellen. Ich sage „scheint", und dieses hinzuzufügen, dazu zwingt mich die ausserordentliche Schwierigkeit, ja fast Unmöglichkeit einer völlig sicheren Deutung der betr. Zellenelemente auf vielen der gewonnenen Präparate, seien es Schnittserien oder Totalansichten. Wir müssen uns vergegenwärtigen, dass das Innere der Stadien, um die es sich hier handelt, fast völlig von Zellen der verschiedensten Bedeutung und Herkunft angefüllt ist. Da haben wir zunächst die grossen Zellen der Schalendrüsenanlage, welche fast die gegenüberliegende Wandung erreichen, sodann die Entodermzellen, deren vordere Elemente durch ihre frühzeitige Spezialisierung in Leberzellen scharf von den übrigen abgehoben erscheinen, und endlich die Zellreihen des II. Somatoblasten; man wird so verstehen, wie schwer in vielen Fällen die Zugehörigkeit jeder einzelnen Zelle zu einem der betreffenden Komplexe zu bestimmen ist. Dazu kommt noch, dass das Ectoderm zuweilen stark abgeflacht ist, zuweilen aber auch infolge der sich immer noch abspielenden, intracellulären Excretionsprozesse ganz zerfetzt und zerschlissen erscheint. Dies zur Begründung des obigen „scheint".

Aber auch hiermit ist die Auswanderung einzelner Zellen aus dem Epithelverbande zur Bildung von Mesenchym noch nicht völlig erschöpft. Wenn auch ganz vereinzelt, so finden sich doch auch auf späteren Stadien noch einzelne Hinweise für ähnliche Vorgänge.

Ehe wir über alle diese mannigfachen Erscheinungen ein zusammenfassendes Urteil abzugeben versuchen, wollen wir dieselben oder ähnliche Vorgänge bei anderen, bisher genauer untersuchten Formen, näher betrachten, um in unserem Urteile einen allgemeinern Standpunkt zu gewinnen.

Diese Bildungen wurden in der Regel als „larvaler Mesoblast“ dem eigentlichen Mesoblast (M) entgegengesetzt. Am auffallendsten ausgeprägt erscheint derselbe bei Unio. Er leitet sich nach Lillie ab von $a_{2.2}$, sinkt nach Abstossung mehrerer kleinerer Elemente in die Tiefe und teilt sich sodann bilateral.

Sehen wir uns bei anderen Formen um, so finden wir für Cyclas zunächst etwas unsichere Angaben von Ziegler, der es nicht für unwahrscheinlich hält, dass an bestimmten Stellen Mesenchymzellen aus dem Ectoderm austreten können. Etwas ausführlicher sind die Angaben Stauffacher's für dieselbe Muschel. Die von ihm beobachteten kleineren Zellen im Inneren der Furchungshöhle ähneln ausserordentlich den kleinen Elementen, die ich auf etwa gleichen Stadien bei Dreissensia fand. Weiter will ich noch bemerken, dass Stauffacher ausser diesen kleinen Zellen auf einem älteren Stadium (seine Figur 32 auf Taf. XV) eine sich in die Furchungshöhle vordrängende Ectodermzelle beschreibt, ohne diesem vereinzelten Vorkommen besondere Bedeutung beizulegen. Sollten wir hier nicht einen der Vorgänge vor uns haben, die ich auch bei Dreissensia auf älteren Stadien beobachtete?

Erwähnen will ich endlich noch, dass auch Ray Lankester bei Pisidium annehmen zu müssen glaubt, dass auswandernde Zellen des Ectoderms Mesoblast liefern.

Auch bei anderen Molluskengruppen ist ein „larvaler Mesoblast“ bereits nachgewiesen. Nachdem schon früher Patten von Patella behauptet hatte, dass zur Zeit der Bildung der Urmesodermzellen kleinere Zellen im Inneren der Furchungshöhle aufträten, deren Herkunft und Schicksal ihm unbekannt blieben, und die unregelmässig aufzutreten schienen, hat Conklin ganz neuerdings dieselben bei Crepidula schärfer zu präcisieren vermocht. Er leitet den „larvalen Mesoblast“ aus einer radiären Anlage ab, nämlich aus drei der zweiten Ectodermgeneration angehörenden Quadranten, nämlich a_2, b_2, c_2. Sie bilden zerstreute Mesodermzellen und sollen die Myocyten von Fuss, Kopfblase und Velum liefern. Ferner ist es Wierzejski bei Physa gelungen, einen ähnlichen „sekundären Mesoblasten“ bis auf das vierundzwanzigzellige Stadium zurückzuverfolgen; er entstammt jedoch hier nicht der zweiten Generation, sondern der dritten, und zwar den Quadranten b_3 und c_3. Dieselben verlagern sich nach der Abgabe von je drei Ectodermzellen ins Innere, um den vorderen Teil der Mesodermstreifen zu bilden. Über ihre Beziehungen zu späteren Organen liess sich nichts feststellen.

Diese Erscheinung, dass mehrere Ectodermgenerationen an der Bildung des „Mesoblasten“ beteiligt sind, findet sich jedoch nicht ausschliesslich bei den Mollusken, sondern auch

bei Anneliden. Neuerdings gelang es Wilson, eine derartige, vom II. Somatoblasten unabhängige Anlage für Aricia wahrscheinlich zu machen. Ganz eigentümlich liegen jedoch die Verhältnisse des Mesoblasts bei Capitella nach Eisig. Der eigentliche Mesoblast, der später zur Bildung der Mesodermstreifen verwandt wird, entsteht hier nicht aus dem II. Somatoblasten, sondern aus den Zellen $c_{3.1}$ und $d_{3.1}$, also aus der III. Gen., (Coelomesoblastanlagen), der II. Somatoblast liefert dagegen zum kleineren Teile larvalen Mesoblast (Paedomesoblastanlagen), während seine Hauptmasse in der Bildung der Bauchplatte aufgeht.

Was lehren uns nun alle diese Erscheinungen? Sie zeigen uns, dass neben dem II. Somatoblasten (d. h. also der „Urmesodermzelle“) entschieden noch andere Elemente an dem Aufbau des Mesenchym-Muskelgewebes beteiligt sind, bei der einen Form mehr, bei der anderen weniger. Ausnahmslos entstammen dieselben der zweiten oder dritten Ectodermgeneration. Nun wissen wir aus den Beobachtungen Lang's und Wilson's an Polycladen, dass dort die zweite und dritte Generation neben Teilen des Ectoderms allein das Mesoderm liefern, während ein dem II. Somatoblasten etwa entsprechendes Gebilde völlig fehlt. Es liegt nahe, diese Verhältnisse direkt mit denen der Mollusken und Anneliden in Beziehung zu bringen, wie es Wilson bereits gethan hat. Es würden demnach die obigen Erscheinungen als die letzten Spuren eines den Turbellarien sich nähernden Entwicklungsmodus anzusehen sein, der dadurch verdrängt wurde, dass ein anderer Zellenkomplex, eben die hintere Zelle (d_4) der vierten Generation, die Aufgabe der zweiten und dritten übernahm, immer mehr dabei das Bestreben zeigend, die ganze Anlage in sich zu vereinigen. Bei Limax scheint dies thatsächlich erreicht zu sein, denn weder Kofoid noch ich vermochten eine andere Mesenchymanlage neben dem II. Somatoblasten aufzufinden.

Im Gegensatz hierzu zeigen die niederen Mollusken die Erscheinung, dass der II. Somatoblast noch durchaus keine scharfe Sonderung erhalten hat, dass er vielmehr noch einen innigeren Zusammenhang mit den vegetativen Zellen bewahrt. So liegen die Verhältnisse bei Chiton und Patella, auch Dentalium weist nach den Beobachtungen Kowalevskys auf ein ähnliches Verhalten hin.

Endlich sei noch auf die eigentümliche Sonderstellung hingewiesen, die Paludina nach den Beobachtungen von Tönniges einnimmt. Das Mesoderm entsteht hier durch eine Auswanderung von Ectodermzellen längs der Verschlussstelle des Blastoporus und löst sich bald in eine lose Masse auf. Auch bei anderen Formen scheinen derartige Vorgänge vorzukommen, ich erwähne nur Fusus, Natica und Vermetus. Es

ist recht schwierig zur Zeit anzugeben, ob dieser Prozess ein primitives Verhalten darstellt, d. h. ob der zweite Somatoblast überhaupt noch nicht ausgebildet worden ist, oder ob er eine sekundäre Erscheinung ist, indem wieder eine Auflösung derselben stattgefunden hat.

IV. Der Aufbau der Larve von Dreissensia im Vergleiche mit der Entwicklung der übrigen Lamellibranchier.

Wir haben im vorhergehenden geschildert, wie aus dem ungefurchten Ei durch eine Reihe mannigfacher Prozesse der komplizierte Organismus der Trochophoralarve hervorgegangen ist, wir haben gesehen, wie diese Prozesse sich mit einer fest umschriebenen Gesetzmässigkeit abspielten, unsere weitere Frage ist nun die, wie sich verwandte Formen hierzu verhalten.

Wir beginnen unsere Betrachtung mit den nächsten Verwandten, also den marinen Lamellibranchiern. Leider lassen alle bisherigen Untersuchungen über dieselben einen ins Einzelne gehenden Vergleich noch nicht zu, teils sind die Beobachtungen unzureichend, teils auf irrtümlichen Deutungen basiert.

Von den älteren Untersuchungen, die ich zum Teil völlig übergehe, sind die weitaus wertvollsten diejenigen Lovén's. Aber auch für sie gilt das oben Gesagte, nur einzelne markante Stadien lassen sich erkennen. Es sind dies vor allem die jüngsten Stadien, auf den älteren tritt in der Regel nur der I. Somatoblast deutlich hervor, hie und da lässt sich auch die Abschnürung eines seiner Derivate erkennen.

Einen etwas schärferen Vergleich lässt erst die Entwicklung von Teredo zu, wie sie von Hatschek geschildert wurde. Aber schon von den allerersten Stadien an befindet sich Teredo nach Hatscheks Darstellung im Widerspruche mit Dreissensia. So soll das zweizellige Stadium mit seiner Längsachse genau in der späteren Sagittalebene liegen, während es bei Dreissensia in schiefem Winkel dazu geneigt ist. Sodann soll die grössere Zelle successive eine ganze Reihe von Mikromeren abschnüren. Mit Rücksicht auf die immer wieder hervortretende Ähnlichkeit einzelner Stadien mit den entsprechenden von Dreissensia glaube ich, dass die Furchung von Teredo sich ganz auf den gleichen Typus zurückführen lässt, wie ihn Lillie zuerst für Unio angab und ich ihn bei Dreissensia wiederfand, und halte mich desshalb für berechtigt, in der Deutung der Beobachtungen Hatschek's, die für ihre Zeit durchaus auf der Höhe standen, einige Berichtigungen vornehmen zu dürfen, wie sie der Fortschritt der Wissenschaft stets im Gefolge haben wird. Die grosse Zelle ist keine Entodermzelle, sondern der I. Somatoblast, ihre Umwachsung von seiten der Ectodermzellen nur

eine scheinbare. Was seine beiden Urmesodermzellen betrifft, so mögen sie auf den späteren Stadien wohl den entsprechenden Gebilden des II. Somatoblasten von Dreissensia gleich zu zu setzen sein, auf den jüngeren haben sich sicherlich Verwechslungen mit anliegenden Zellen eingeschlichen. Auch die Achsen des Keimes sind auf obigem basierend nicht richtig gezogen, die Verschiebungen zwischen animalem und vegetativem Pole sind Hatschek entgangen. Seine „ventrale Seite" ist die hintere, und umgekehrt die hintere in Wirklichkeit die ventrale, seine „dorsale Seite" ist die vordere, und wieder umgekehrt letztere die dorsale. Die Bildung des Mitteldarms durch die Gastraleinstülpung wird von ihm überhaupt nicht geschildert, das junge Stadium seiner Fig. 14 stellt wahrscheinlich die Gastrula vor, die grosse „Entodermzelle" im Inneren muss dann mit der Schalendrüseneinstülpung in Verbindung stehen oder stellt dieselbe selbst zum grössten Teile dar. Auf Fig. 16 und 17 scheint mir eher der Prozess der Wiederausstülpung der Schalendrüse dargestellt zu sein als ihre Einstülpung. Das in Fig. 18 erreichte Stadium gleicht dann im wesentlichen dem entsprechenden von Dreissensia, nur die Darstellung der Mesodermverhältnisse erscheint mir etwas schematisiert. Bei Dreissensia wenigstens ist von einer derartigen regelmässigen Anordnung nichts mehr zu sehen, Muskel- und Mesenchymgewebe beginnt sich bereits zu sondern.

In dieser kritischen Beurteilung der Befunde Hatschek's werde ich noch bestärkt durch die frappante Ähnlichkeit, welche Ostrea auf gewissen Stadien mit Dreissensia aufweist. Es handelt sich um die Untersuchungen von Horst. Von der Furchung freilich ist auch hier nur wenig zu sagen, er bildet deutlich den I. Somatoblasten ab, hält ihn aber irrtümlich ebenfalls für die Mutterzelle von Entoderm und Mesoderm. Sehr genau sind dagegen von ihm die Ausbildung von Schalendrüse und Mitteldarm dargestellt worden. Seine Abbildungen lassen unverkennbar eine weitgehende Übereinstimmung mit Dreissensia hervortreten, wofern an denselben einige Korrekturen vorgenommen werden. Es handelt sich diesmal um eine direkte Verwechslung von Mitteldarm- und Schalendrüsenanlage. Entschieden ist auf seiner Fig. 8 die mit o bezeichnete Stelle nicht die Gastraleinstülpung, sondern die Schalendrüsenanlage, und das Umgekehrte gilt von der durch sk gekennzeichneten Vertiefung. Die Schalendrüsenanlage ist durch ihre grossen Zellen ganz unverkennbar, und nach dieser Korrektur ist die erwähnte Figur völlig identisch mit meiner Figur 11. Schwieriger ist auf seinen Figuren 10 und 12 zu entscheiden, was in Wirklichkeit Mitteldarm und was Schalendrüse ist, da die histologischen Details nicht hervorgehoben sind, trotzdem glaube ich in Figur 12 wieder d (Darm) mit sk (Schalendrüse) vertauschen zu müssen. Eine Reihe von Zwischenstufen fehlt endlich, bis das

in seiner Figur 13 dargestellte Stadium erreicht wird, demgemäss lässt Horst aus dem Blastoporus direkt den Mund hervorgehen, ohne dass es vorher zu einem Verschlusse käme.

Weit mehr ins Einzelne hinein, als es bei den marinen Lamellibranchiaten der Fall war, lässt sich ein Vergleich mit den Unioniden durchführen, dank der genauen Untersuchungen Lillie's. Da seine Arbeit alle früheren zusammenfassend berichtigt und endlich völlige Klarheit in dieses so oft untersuchte Gebiet gebracht hat, so brauche ich mich auf eine Diskussion der diesbezüglichen früheren Abhandlungen nicht mehr einzulassen, wenigstens hier nicht, wo wir nur mit den jüngeren Entwicklungsstadien zu thun haben.

Dreissensia gleicht Unio völlig in dem charakteristischen, unregelmässigen Verlaufe der Furchung, höchstens auf den jüngsten Stadien zeigt Dreissensia noch eine etwas ausgeprägtere Regelmässigkeit. Völlig verschieden aber bei beiden ist die Art und Weise, wie dieser im Grunde genommen gleiche Furchungstypus in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Ausbildung einzelner Komplexe verfährt.

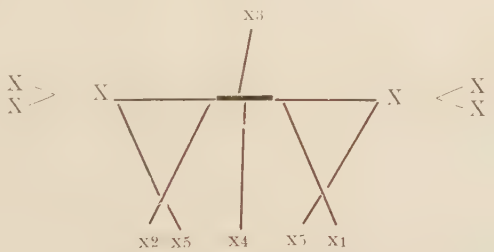
Um kurz den Hauptunterschied in der Entwicklung beider Formen hervorzuheben, so handelt es sich um ein starkes Überwiegen der I. Ectodermgeneration bei Dreissensia gegenüber einem gleichen Verhalten der II. Generation bei Unio. Diese Verschiedenheit ist zurückzuführen auf die tiefgreifenden Veränderungen, welche die Larve von Unio gegenüber der Trochophoralarve erlitten hat, sie ist eine direkte Folge dieser ursprünglich auf weit späteren Stadien vollzogenen Veränderungen. Begründen wir dieses nun im einzelnen.

Schon auf dem Übergange vom neunzelligen zum sechzehnzelligen Stadium tritt ein Überwiegen des unteren Poles gegenüber dem oberen bei Unio hervor, indem die vegetativen Zellen sich zuerst teilen, bei Dreissensia ist es, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, umgekehrt. Noch mehr tritt dieses verschiedene Verhalten auf den nächsten Stadien hervor. Bis zum sechsundzwanzigzelligen Stadium sehen wir bei Dreissensia die acht Zellen der ersten Ectodermgeneration bereits vollständig wieder geteilt, bei Unio beginnen dieselben ihre neue Teilung nach dem siebenundzwanzigzelligen Stadium und vollenden dieselbe erst auf dem fünfundzwanzigzelligen, wo bei Dreissensia sich ihre Zahl bereits auf 25 vermehrt hat. Zum Ausgleiche besitzen dagegen bei Unio die Zellen der zweiten Ectodermgeneration ein bedeutendes Übergewicht. Dieselben bestehen bei ersterer Muschel auf dem achtunddreissigzelligen Stadium aus 12 Zellen, einschliesslich des larvalen Mesoblasts und ausschliesslich des I. Somatoblasten, bei Dreissensia dagegen erst aus vier Zellen, ebenfalls ausschliesslich des I. Somatoblasten. Die Teilungen dieser II. Generation erfolgen

bei Unio verhaltnismässig präzise schon nach dem 18zelligen Stadium auf einander, bei Dreissensia weisen sie den unregelmässigsten Verlauf aller Teilungskomplexe auf, die erste Neuteilung (von c_2) findet statt nach dem 27zelligen Stadium, die zweite und dritte (a_2 und b_2) erst nach dem 42zelligen Stadium. Eine einfache Tabelle mag uns das eben Erläuterte nochmals vor Augen führen. Es besitzen auf dem 46zelligen Stadium von der:

	Dreissensia	Unio.
I. Ect.-Gen.	25	16
II. „	6	10 + 2
I. Somat.	6	7
III. Ect.-Gen.	4	5
II. Somat.	1	2
Veget.-Zellen	4	4
	46	46

Dieses verschiedene Verhalten der beiden ersten Ectodermgenerationen übt naturgemäss seinen Einfluss auch auf die zeitliche Folge der übrigen Teilungskomplexe aus, derart, dass z. B. die erste Bilateralteilung von X bei Unio sich auf weit jüngeren Stadien vollzieht als bei Dreissensia, oder dass der II. Somatoblast bei Unio sich bereits nach dem 27zelligen Stadium ausbildet, bei Dreissensia erst nach dem 42zelligen. Diese Unterschiede haben an sich keine Bedeutung, es sind nur die unmittelbaren Folgen des verschiedenen Verhaltens der Ectodermgenerationen. Denn im übrigen stimmen die Teilungen beider Somatoblasten bei beiden Formen völlig überein, hier wie dort erfolgt vom I. Somatoblasten zunächst das Abstossen vier kleinerer Derivate in ganz entsprechenden Richtungen, dann die Bilateralteilung und nach derselben die erneute Abschnürung von x_5, worauf wieder Bilateralteilungen folgen. Das Schema, welches Lillie für den I. Somatoblasten nach seinen Teilungen entworfen hat, gilt völlig auch für Dreissensia.

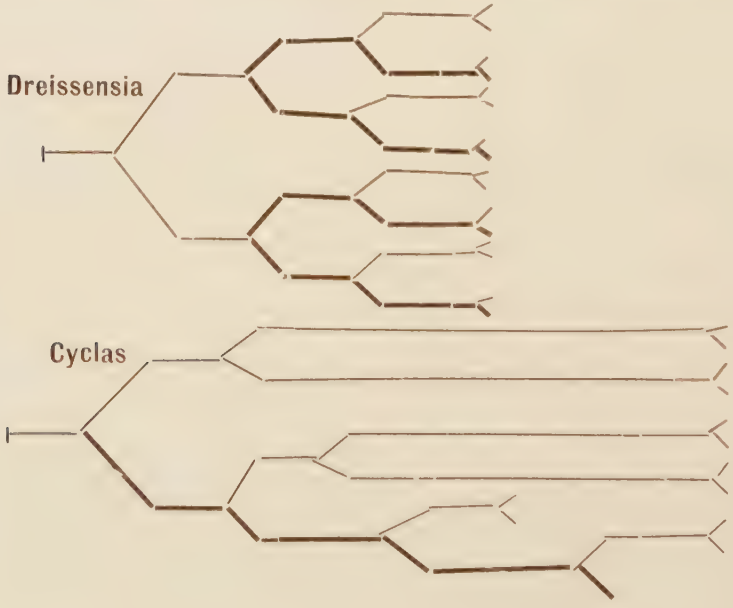


Auch das Verhalten des zweiten Somatoblasten zeigt volle Übereinstimmung bei beiden Formen, er ist in einem besonderen Kapitel bereits früher behandelt worden.

Bildung von Mitteldarm und Schalendrüse vollziehen sich bei Unio in ähnlicher Weise wie bei Dreissensia. Mit der

mächtigen Ausbildung der Schalendrüse kontrastiert bei Unio scharf die wenig umfangreiche Darmanlage. Der ursprünglich weite Blastoporus verschliesst sich ebenfalls unter einer Verschiebung von hinten nach vorn. Lillie führt diese Verschiebung allein auf die starke Ausdehnung der Ventralplatte zurück, ich habe oben dargelegt, dass die Ausstülpung der Schalendrüse diese Verschiebung nicht unwesentlich unterstützt.

Unter den Lamellibranchiern bleiben uns endlich noch die Cycladiden zu betrachten übrig. Von Pisidium ist aus den älteren Arbeiten betreffs der Einzelheiten wenig oder nichts zu ersehen, genauer untersucht ist dagegen Cyclas. Die älteren Arbeiten über diese Muschel kann ich übergehen, von den neueren Beobachtern hat Ziegler mehr der Organogenese seine Aufmerksamkeit zugewandt, Stauffacher dagegen die Furchung bis ins einzelne hinein verfolgt. Sehr auffallend ist es, dass hier nach seiner Darstellung ein von allen anderen verschiedener Furchungstypus auftritt. Bei aller Unregelmässigkeit verlief der Furchungsmodus bisher doch stets derart, dass die Vermehrung der Furchungskugeln sich nach der Reihe 2 . . . 4 . . . 8 . . . 16 . . . 32 . . . etc. vollzog. Vier vegetative Zellen bildeten die Grundlage des späteren Entoderms, hier sind sie durch eine einzige, sehr grosse Zelle vertreten, welche successive eine Reihe von Mikromeren abgiebt, die sich sodann von neuem teilen. Ein I. Somatoblast fehlt völlig. Diese Unterschiede lassen sich vielleicht kurz in zwei Schemata bringen, wobei die stärker gezogenen Linien stets die vegetativen Zellen bezeichnen, die schwächeren die Ectodermzellen.



Bildung von Schalendrüse und Mitteldarm gewinnen auf späteren Stadien wieder mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Stadien der übrigen Lamellibranchiaten. Nach Ziegler verengt sich der lang gestreckte Blastoporus und schnürt sich schliesslich völlig ab, ähnlich wie bei Pisidium nach Ray Lankester, immer bleibt aber die Mitteldarmanlage enge dem Ectoderm anliegen.

Der soeben durchgeführte Vergleich lehrte uns also, dass, wenn wir von Cyclas absehen, das Grundschema des Furchungsmodus bei allen Lamellibranchiaten das gleiche ist, dass aber im einzelnen mancherlei Abweichungen auftreten. Es gilt dies weniger für die marinen Lamellibranchiaten, wofern meine Kritik der über dieselben vorliegenden Untersuchungen richtig ist, als für die Unioniden. Welches sind nun die Ursachen dieser Abweichungen, worauf sind sie zurückzuführen?

Vergleichen wir die spätere Organisation der Larve mit dem Verlaufe der Furchung, so fällt uns bald die Parallele ins Auge, die zwischen der höheren oder geringeren Bedeutung eines Organes und der entsprechenden Ausbildung des Zellenkomplexes, von dem es sich herleitet, besteht. Es sind derartige Gedanken von den meisten der bisherigen Beobachter, ich erwähne nur Wilson, Lillie und Conklin, bereits ausgesprochen worden, eine nochmalige Gegenüberstellung von Dreissensia und Unio wird ihre Bedeutung besonders klar hervortreten lassen. Beiden gemeinsam ist eine stark entwickelte Schale, beide besitzen desshalb auch gleich mächtig entwickelt einen I. Somatoblasten. Aber weiter — dort haben wir eine typische Trochophoralarve mit mächtig entwickeltem Velum, die I. Ectodermgeneration eilt in ihrer Ausbildung und Mächtigkeit allen anderen voraus, hier bei Unio tritt eine stark reduzierte Larvenform, die Glochidiumlarve, auf, deren auffallendstes Charakteristicum die beiden seitlichen larvalen Mantelfalten bilden, die zweite Ectodermgeneration, welche denselben ihre Entstehung giebt, besitzt ein bedeutendes Übergewicht an Grösse wie Zellenzahl, die erste Generation bleibt dagegen zurück, da das Velum unterdrückt ist. Auf äusserst jungen Stadien macht sich bereits der Unterschied in der Ausbildung beider Larvenformen bemerkbar, der Keim von 20 bis 30 Zellen enthält bereits die ersten Anzeichen der immer stärker werdenden Divergenz. Ein weiteres, wichtiges Merkmal der Glochidiumlarve ist der larvale Adductormuskel. Er konzentriert seine

ganze Anlage in dem „larvalen Mesoblast“, d. h. in Mesenchymzellen der zweiten Generation, die durch den II. Somatoblasten allmälich unterdrückt und ersetzt wurden. Jetzt gewinnen sie plötzlich wieder eine erhöhte Bedeutung, sie übertreffen an Ausdehnung fast wieder den II. Somatoblasten. So erklärt sich die schwache Ausbildung des „larvalen Mesoblasts“ bei der Trochophoralarve, erst sekundäre Vorgänge vermochten seine starke Ausbildung herbeizuführen.

Wohin wir uns also wenden mögen, stets tritt als das die Furchung beherrschende Prinzip die spätere Organisation der Larve hervor[1]), ein Organ, das auf späteren Stadien des Entwicklungsganges seine Entstehung genommen haben muss, vermag je nach seiner Bedeutung mehr oder minder tief in den ursprünglichen Furchungsmodus modifizierend einzugreifen, indem es auf immer jüngere Stadien seine Anlage zurückverlegt, den einen oder anderen Zellenkomplex möglichst für sich in Anspruch nehmend und möglichst früh von fremden Bestandteilen scheidend. So findet die Sonderung des I. Somatoblasten als Anlage von Schalendrüse und Ventralplatte, so das Überwiegen der I. Ectodermgeneration bei Dreissensia als Anlage von Velum und Scheitelplatte, so das Hervortreten der II. Ectodermgeneration bei Unio als Anlage des larvalen Mantels, so endlich die Ausbildung eines mächtigen „larvalen Mesoblasts“ als Anlage des Adductormuskels seine volle Erklärung und Begründung.

[1]) Lillie sagt fast mit denselben Worten: The pecularities in the cleavage in Unio are but a reflection of the structure of the glochidium.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1. **Th. Barrois.** Note sur l'embryogénie de la moule commune. Bull. scient. du départ. du nord. 2 sér. 2. ann.
2. **F. Blochmann.** Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. wiss. Zoologie. Bd. 36. 1882.
3. **F. Blochmann.** Eine freischwimmende Muschellarve im süssen Wasser. Biolog. Centralbl. Bd. 11. 1891.
4. **N. Bobretzky.** Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. mikr. Anat. Bd. 13. 1877.
5. **E. G. Conklin.** The embryology of Crepidula. Journ. of Morph. vol. 13. 1897.
6. **H. E. Crampton.** Reserval of cleavage in a sinistral Gasteropod. Annals N. Y. Acad. Sc. 8. 1894.
7. **H. E. Crampton.** Experimental studies on Gasteropod development. Arch. f. Entw. Mechanik der Organismen. Bd. 3. 1896.
8. **G. A. Drew.** Notes on the embryology, anatomy, and habits of Yoldia limatula. Johns Hopk. Univ. vol. 17. Baltimore 1897.
9. **H. Eisig.** Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. zool. Stat. Neapel. Bd. 13. 1898.
10. **W. Flemming.** Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzb. k. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 71. Abth. 3. 1875.
11. **M. A. Giard.** Sur l'embryogénie du Lamellaria perspicua. Compt. rend. Paris 1875.
12. **B. Hatschek.** Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo, Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 3. 1880.
13. **R. Heymons.** Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56. 1893.
14. **S. J. Holmes.** Preliminary account of the cell lineage of Planorbis. Zoöl. Bull. vol. 1. 1897.
15. **R. Horst.** De Outwikkelingsgeschiedenes van de Oester. Tijds. Ned. Dierk. Ver. Suppl. Deel 1. 1882. (Mit französ. Uebersetzung.)
16. **C. A. Kofoid.** On the early development of Limax. Bull. Mus. comp. Zoöl. Harv. Coll. vol. 27. 1895.
17. **E. Korschelt.** Ueber die Entwicklung von Dreissensia polymorpha. Sitzb. Ges. nat. forsch. Fr. Berlin 1891.
18. **K. Kostanecki.** Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
19. **M. A. Kowalevsky.** Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annales mus. d'hist. nat. Marseille. T. 1. 1883.
20. **M. A. Kowalevsky.** Embryogénie du Chiton Polii. Ibidem.
21. **A. Lang.** Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 11. Monogr. 1884.
22. **Fr. R. Lillie.** The embryology of the Unionidae. Journ. of Morph. vol. 10. 1895.
23. **S. Lovén.** Beiträge zur Kenntniss der Mollusca Acephala Lamellibranchiata Stockholm 1879. Uebersetzt aus: Abh. k. schwed. Akad. Wiss. 1848.

24. **E. v. Martens.** Eine eingewanderte Muschel. Zool. Garten. 6. Jahrg. 1865.

25. **A. D. Mead.** Some observations on maturation and fecundation in Chaetopterus pergamentaceus. Journ. of Morph. vol. 10. 1895.

26. **A. D. Mead.** The early development of marine annelids. Journ. of Morph. vol. 13. 1897.

27. **M. Metcalf.** Contributions to the embryology of Chiton. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. vol. 5. 1893.

28. **J. Meisenheimer.** Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. und II. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62, 63. 1896, 1898.

29. **J. Meisenheimer.** Zur Eiablage der Dreissensia polymorpha. Plöner Forsch.-Ber. 1899.

30. **W. Patten.** The embryology of Patella. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 6. 1885.

31. **E. Ray Lankester.** Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. roy. soc. London. vol. 165. 1875.

32. **H. Stauffacher.** Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschr. Nat. w. Bd. 28. 1894.

33. **C. Tönniges.** Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschrift wiss. Zool. Bd. 61. 1896.

34. **C. Tönniges.** Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Pericardiums, des Herzens und der Niere. Sitzb. Ges. Bef. ges. Nat. w. Marburg. 1899.

35. **A. Wierzejski.** Ueber die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biolog. Centralbl. Bd. 17. 1897.

36. **E. B. Wilson.** The cell-lineage of Nereis. Journ. of Morph. vol. 6. 1892.

37. **E. B. Wilson.** Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. Ann. N. Y. Ak. Sc. 11. 1898.

38. **C. v. Wistinghausen.** Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. zool. Station Neapel. Bd. 10. 1891/93.

39. **E. Ziegler.** Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

40. **T. Fujita.** Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magaz. vol. 7. Tokyo 1895.

41. **W. Salensky.** Zur Entwicklungsgeschichte von Vermetus. Biol. Centralbl. Bd. 5. 1885/86.

42. **W. Salensky.** Études sur le développement du Vermet. Arch. de Biol. T. 6. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Zweizelliges Stadium vom animalen Pole. Uebergang zum vierzelligen Stadium. Vergr. 720.

Fig. 2. Vierzelliges Stadium vom animalen Pole. Rk = Richtungskörperchen. Vergr. 720.

Fig. 3. Uebergang zum fünfzelligen Stadium. Vergr. 720.

Fig. 4. Achtzelliges Stadium von der rechten Seite. Vergr. 720.

Fig. 5. Sechzehnzelliges Stadium vom animalen Pole. Vergr. 720.

Fig. 6. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pole. Vergr. 720.

Fig. 7. Uebergang zum 42-zelligen Stadium. Vom animalen Pole aus gesehen. Vergr. 720.

Fig. 8. Bilateralteilung des I. Somatoblasten vollzogen, des II. in Vorbereitung. Vergr. 720.

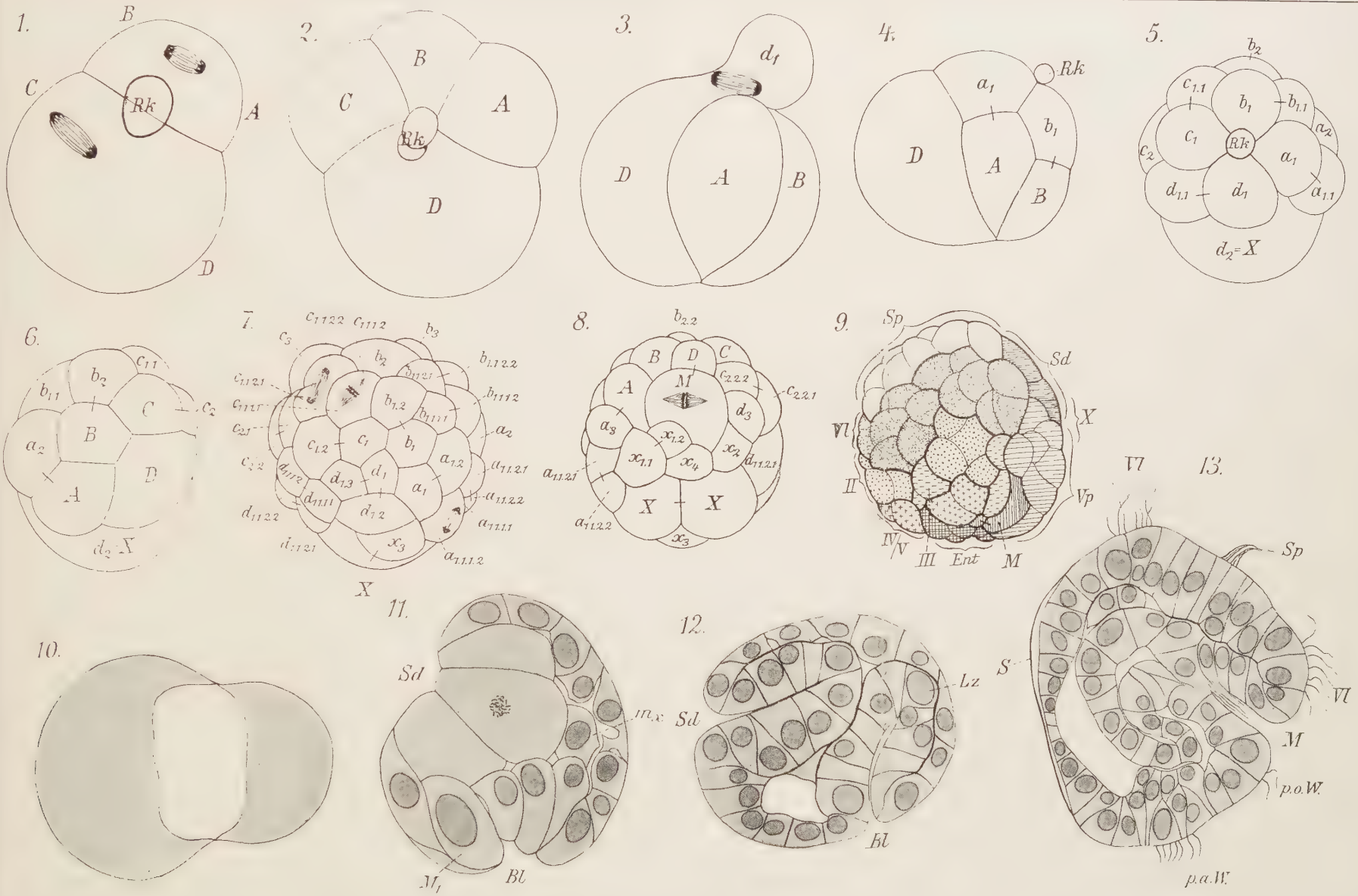
Fig. 9. Schematische Darstellung der Zellcomplexe, welche den Keim bei Beginn der Gastrulation zusammensetzen. Erklärung im Texte, Seite 18.

Fig. 10. Schnitt durch ein zweizelliges Stadium mit starker Ausbildung des Excretraumes. Vergr. 810.

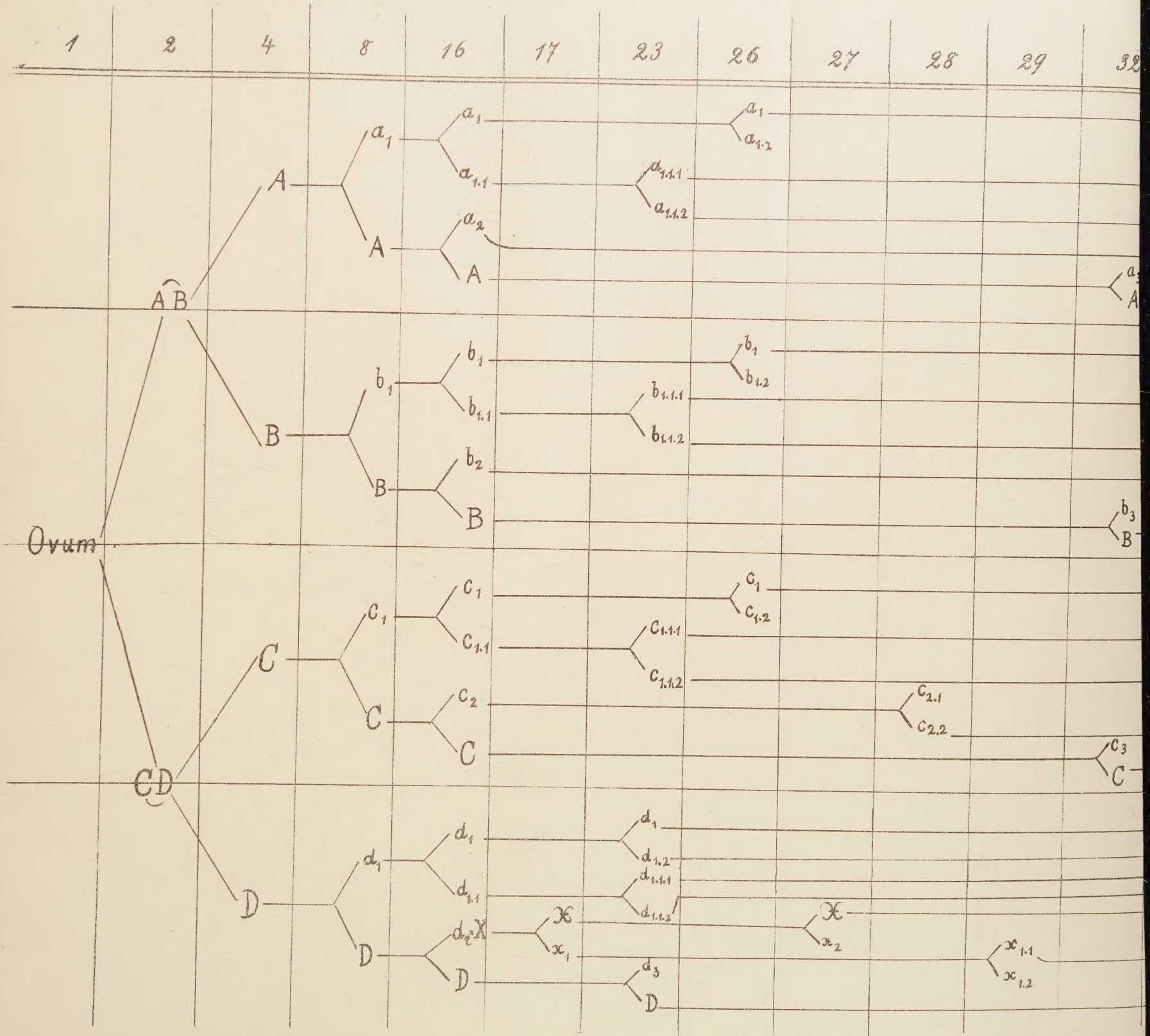
Fig. 11. Sagittalschnitt durch eine junge Gastrula. Bl = Blastoporus, Sd = Schalendrüse. Vergr. 720.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch eine ältere Gastrula. Bl = Blastoporus, Lz = Leberzelle, Sd = Schalendrüse. Vergr. 900.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch eine junge Trochophoralarve. M = Mund, p. o. W. = postoraler Wimperbüschel, p. a. W. = postanaler Wimperbüschel. S = Schale, Sp = Scheitelplatte, Vl = Velum. Vergr. 720.



J. Meisenheimer fec.


1
2
4
8
16
17
23
26
27
28
29
32
Ovum
A B
C D
A
B
C
D
a_1
a_2
$a_{1.1}$
$a_{1.1.1}$
$a_{1.1.2}$
$a_{1.2}$
b_1
b_2
$b_{1.1}$
$b_{1.1.1}$
$b_{1.1.2}$
$b_{1.2}$
b_3
c_1
c_2
$c_{1.1}$
$c_{1.1.1}$
$c_{1.1.2}$
$c_{1.2}$
$c_{2.1}$
$c_{2.2}$
c_3
d_1
d_2
$d_{1.1}$
$d_{1.1.1}$
$d_{1.1.2}$
$d_{1.2}$
d_3
X
x_1
x_2
$x_{1.1}$
$x_{1.2}$